

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

ББК-28.58

УДК 634.1:632.4

И 20

Исиков В.П., Конопля Н.И. Дендромикология.- Луганск: Альма-Матер, 2004, 347 с.

В книге рассказывается о том, как надо изучать грибы на древесных растениях. В качестве инструмента познания природы грибов предлагается применять основные биологические законы: экологических ниш, сукцессионных изменений и географического викаризма. В работе показано место каждого вида гриба на древесном растении и изменение его биологических характеристик во времени и пространстве. Впервые в микологической практике предложена методика составления грибных карт растений. Составлены адаптационные ряды грибов по важнейшим экологическим нишам, позволяющие с высокой точностью определять 50 уровней жизнеспособности растения в каждом конкретном месте и прогнозировать нахождение новых видов грибов. Изложена новая биологическая теория иммунитета у растений. Авторами разработана оригинальная классификация экологических ниш грибов на древесных растениях, позволяющая выявить до 200 видов грибов на одном растении. Показано как с помощью грибов можно "читать" состояние растения. Предлагаются новые методики изучения грибов.

Книга хорошо иллюстрирована авторскими рисунками и таблицами, позволяющими лучше воспринимать материал.

Для микологов, фитопатологов, ботаников, студентов и аспирантов биологических вузов и колледжей.

Илл. 106. Табл. 35. Библ. 219.

Рецензенты: **Сухомятин М.Н.** – доктор биологических наук, профессор Донецкого национального университета; **Торба А.И.** – доктор сельскохозяйственных наук, профессор Луганского национального аграрного университета.

Рекомендовано к печати ученым советом Луганского национального педагогического университета имени Тараса Шевченко – протокол № 4 от 26 ноября 2004 г.

ISBN 966-617-180-5

© Исиков В.П., Конопля Н.И., 2005

© Альма – Матер., 2005

В предлагаемой читателю книге всесторонне освещены вопросы экологии грибов на древесных растениях. В ней совершенно по-новому рассматривается роль и место грибов в жизни деревьев и кустарников. Мы сознательно ушли от стереотипного изложения материала, который всегда присутствует в подобных работах. В отличие от наших предшественников, мы считаем грибы не паразитами растений, а их друзьями. Само растение представляется нам комплексом симбиотрофных микроорганизмов, и грибы выступают необходимым, обязательным компонентом этой сложной системы. А науку, изучающую грибы как составную часть древесного растения, мы назвали **дендромикологией**.

В мире грибов, приуроченных к растениям, нет хаоса и беспорядка, все грибы занимают свои, строго определенные экологические ниши. Существующий порядок распределения грибов является неизменным в пределах вида, рода растения. Каждому органу растения, каждому этапу его развития соответствуют свои виды грибов или стадии их развития. Принятая нами концепция многомерной экологической ниши, предложенная Дж. Хатчинсоном, позволила выделить на древесных растениях до 100 экологических ниш и подтвердить их выделение соответствующими грибами - индикаторами.

Мы изучили процессы, происходящие на растении или его частях после их отмирания. Установленные закономерности сукцессионных изменений грибов характерны для всех видов растений, независимо от их жизненной формы. Это дало нам возможность объяснить биологическое разнообразие грибов в конкретной экологической нише, а также получить новые сведения о развитии важнейших фитопатогенных грибов.

Одновременное изучение процессов формирования микобиоты в аборигенных растений и интродуцентов позволило установить, что грибам присуще явление географического викаризма, широко распространенного в живой природе. Знание этого закона позволяет прогнозировать нахождение новых видов грибов на древесных растениях, появление карантинных видов, решать спорные вопросы филлогении грибов и растений, теории интродукции и т.д.

В книге изложены основные принципы составления грибных или микологических карт древесных растений. Оригинальная методика позволяет целенаправленно для всех изучаемых растений собирать и систематизировать микологическую информацию по 80-100 фиксированным параметрам. Это дает возможность по любому выявленному грибу или по их комплексу дать достаточно точную информацию о жизнеспособности растения, степени его адаптации, о влиянии факторов внешней среды на его состояние, установить сроки и причины гибели отдельных органов и т.д. Установленные

закономерности развития и распространения грибов характерны для всех растений, независимо от их географического происхождения.

В книге подробно рассматриваются вопросы биологии и экологии грибов на растениях из разных районов мира, типов жизненных форм, произрастающих в различных зонах ареала. Приводятся оригинальные данные о сроках формирования плодовых тел микромицетов и трутовиков, о сезонном и суточном развитии этих грибов, о распространенности спор в насаждениях и др. Авторами проведены наблюдения за такими редкими явлениями в жизни грибов, как аномальное спороношение и возникновение стерильных форм.

Болезнь рассматривается нами как нарушение экологического равновесия. Количество болезней на растениях зависит от количества экологических ниш, которые мы можем установить и подтвердить выделенными грибами-индикаторами. Дается краткий критический обзор основных теорий иммунитета и высказываются причины, препятствующие формулированию общебиологической теории. На основе установленных законов развития грибов мы предлагаем читателю свой взгляд на эту проблему.

В методической части книги изложены сведения о способах учета и контроля грибов в насаждениях и на древесных растениях, и о тех трудностях, которые могут возникнуть при их изучении.

Книга составлена с учетом психологического и эмоционального восприятия материала исследователем, воспитанным на устоявшихся представлениях по данному вопросу. Для этой цели использованы философский, логический подходы, которые позволяют непредвзято подойти к вопросу о грибах на деревьях. Все высказанные нами положения о грибах легко можно проверить на любом растении и в любом месте.

Книга рассчитана на самый широкий круг экологов, микологов, фитопатологов, ботаников, специалистов по защите растений и охране природы, на любителей природы, которые интересуются миром грибов. Она будет полезна студентам колледжей и вузов при изучении курсов микологии и фитопатологии.

This book relates ecology of fungi on woody plants. In it, role and place of fungi in life of trees and shrubs are considered quite in a new fashion. We avoided deliberately the stereotype account of the material that always is present in such works. Unlike our predecessors, we consider fungi not parasites of plants but their friends. The plant itself seems to us be a complex of symbiotrophic micro-organisms and the fungi are a necessary, obligatory component of this complex system. In the kingdom of fungi bound to plants there is no chaos and disorder, all fungi occupy their own, strictly definite ecological niches. The existent location order of fungi is in variable in range of the plant species and genus. Each organ of a plant, each stage of development, its condition is fixed by own species of fungi or by their developmental stages. We accepted the conception of multidimensional ecological niche proposed by J. Hutchinson which allowed to single out on woody plants up to 100 ecological niches and to confirm their singling out by corresponding fungi-indicators.

We have studied what processes occur on a plant or its parts after their dying off. The established laws of succession changes of fungi are typical for all plant species irrespective of their life form. This gave us an opportunity to explain biological variety of fungi in a concrete ecological niche and also to get new information on development of important phytopathogenic fungi.

Simultaneous study of questions of mycoflora formation in aboriginal and introduced plants allowed to state that the condition of geographical vicarisms widely spread in animate nature is also peculiar to fungi. Knowledge of this law makes it possible to predict discovery of new species on woody plants, appearance of quarantine species, to settle arguable points on phylogeny of fungi and plants, introduction theory etc.

In the book, main principles of drawing up fungus or mycological maps of woody plants are elucidated. These original methods allow to collect and systematise mycological information on 80-100 fixed parameters purposefully for all plants under studies. This makes it possible to give sufficiently exact information about viability of any revealed fungus species on a plant, or on their complex, on its adaptation degree, on influence of environmental factors on the fungus condition, to determine causes and terms of death of certain organs. The established laws of development and spreading of fungi are typical for all plants irrespective of their provenance.

In the book, questions of biology and ecology of fungi on plants from different regions of the world, types of life forms growing in different zones of the area considered in detail. Original data on formation terms of fruit bodies of micromycetes and polypores, on seasonal and daily development of these fungi, on dissemination extent of spores in plantations and others are presented. Author has conducted observations on such a rare phenomenon in life of fungi as formation of anomalous spore-bearing and rise of sterile forms of fungus development.

Disease is considered as a disturbance of ecological equilibrium. Number of diseases on plants depends on number of ecological niches which we can establish and confirm by isolated fungi-indicators. A brief critical review of basis theories of plant immunity is given and causes hindering from formulating common biological theory are expressed. On a basis of the established laws of fungi development, we propose to reader our own view of this problem.

In the book's method part information on methods of account and control of fungi in plantations and on woody plant, and also on the difficulties which can arise at their study are elucidated.

The book was compiled taking into account psychological, emotional perception of the material by an investigator who has been brought up on settled ideas of this matter. For this purpose, philosophical, logical approaches were used which allow to approach the question of fungi on trees without prejudice. All propositions about fungi we expressed can be verified easily on any plant and in any place.

In Supplement examples of drawing up of mycological maps of some plant species are given and the reader himself can check correctness of the established laws.

The book is intended for the very general public; for ecologists, mycologists, phytopathologists, botanists, specialists of plant protection and nature conservation, for nature-lovers who take an interest in the world of fungi.

1. Предмет исследования

1.1 Растения и их жизненные формы

Основным предметом исследований являются древесные растения. Симбиотрофно связанные с ними грибы являются лишь частью самого растения. Эти два организма образуют сложный биологический комплекс, в котором каждый из них может функционировать самостоятельно как независимая часть, а также вместе как единое целое. До настоящего времени роль и место грибов в жизни растений окончательно не выяснены. В ученых нет единого мнения относительно того, что же главнее в этом комплексе — грибы или растения. Решение этого вопроса связано с познанием не только природы грибов, но и происхождения и жизни самих растений.

Грибы всегда присутствуют на растениях, независимо от их жизненной формы, происхождения, состояния, условий выращивания. Практически все микологические исследования подтверждают это. Отсутствие грибов на растениях объясняется невнимательностью исследователя, неправильным выбором методики обнаружения грибов, недостаточными знаниями о жизненных формах грибов и их убежищах или экологических нишах на растениях.

Чтобы понять, чем определяется видовое разнообразие грибов на растениях, необходимо хорошо знать само растение и его положение в системе растительного мира.

В природе группы сходных по своему строению и функционированию растений объединяются в жизненные формы. По ботанической терминологии, жизненная форма — это результат длительного приспособления растения к местным условиям существования, выраженный в его внешнем облике. Жизненные формы характеризуются сходными физиологическими признаками и рядом биологических свойств, таких как длительность жизни, ритм развития, способ питания, способ размножения и т.д. Естественно, что такое сходство признаков определяет в какой-то степени и систематическое родство растений.

Объектом наших исследований являются древесные растения. Важнейшим их признаком является одревеснение побегов. По степени их одревеснения различают следующие группы растений: *олигоксильные* — мало одревесневшие, *гемиксильные* — полудревесневшие, *голоксильные* — полностью одревесневшие, *перксильные* — жесткодревесные, *мероксильные* — с одревесневшими участками стебля.

Жизненная форма дерева у высших растений возникла в процессе длительной эволюции в условиях наземного образа жизни. Первые достоверно известные наземные растения — псилофиты, были сравнительно мелкими травянистыми растениями. Со среднего девона среди псилофитов появляются растения с некоторыми признаками

древовидных форм. К ним можно отнести древовидный папоротник аневрофитон - *Aneurophyton germanicum* с уже одревесневшим у основания стволом. Такой тип стебля в верхнем девоне достигает почти полного выражения, а в карбоне становится обычным явлением.

Различают три основных типа древесных растений: деревья, кустарники, полукустарники. Каждый из этих типов имеет свою собственную классификацию жизненных форм. Ниже мы приводим классификацию жизненных форм деревьев и кустарников, предложенную И.Г.Серебряковым.

Тип ДЕРЕВЬЯ

1. Кронаобразующие деревья с полностью одревесневшими удлиненными побегами.

А. Наземные кронаобразующие деревья.

1. Деревья с подземной корневой системой.

а) Деревья с прямостоящими стволами.

(1) Одноствольные деревья, деревья лесного типа.

(2) Кустовидные или немногоствольные деревья, деревья субарктического и субальпийского типа.

(3) Деревья лесостепного или саванного типа, деревья "плодового" типа.

(4) Саванновые деревья с водозапасающим, резко утолщенным мощным стволом.

(5) Сезонно-суккулентные деревья, деревья внетропических аридных областей с сезонно-суккулентными безлистными ветвями. Обитатели пустынь, полупустынь.

б) Деревья с лежащим укореняющимся стволом и главными ветвями. Деревья-этанцы.

с) Деревья с лианоподобным стволом.

2. Деревья, обладающие кроме "обычных" подземных корней, еще и специализированными надземными корнями.

а) Деревья с "ходульными" надземными корнями в нижней части ствола. Деревья мангровых зарослей и невысокие деревья влажно-тропических лесов.

б) Деревья с "дыхательными корнями".

с) Деревья с "дисквидными" выростами-подпорками корневого происхождения в основании ствола.

- В. Гемизипитные кронообразующие деревья.
1. Вегетативно неподвижные гемизипиты.
 2. Вегетативно подвижные гемизипиты.

II. Розеточные деревья.

- А. Неветвящиеся розеточные деревья.
- В. Ветвящиеся розеточные деревья.
- С. Суккулентно-стеблевые безлистные деревья.

Тип КУСТАРНИКИ

I. Кустарники с полностью одревесневшими удлиненными побегами.

- А. Прямостоячие кустарники.
 1. Аэроксилные кустарники.
 - а) Рыхлые аэроксилные кустарники.
 - б) Подушковидные аэроксилные кустарники.
 2. Геоаксилные или настоящие кустарники.
- В. Полураспростертые и стелющиеся кустарники.
- С. Лианоподобные кустарники.

II. Розеточные кустарники с укороченными побегами.

III. Суккулентно-стеблевые безлистные кустарники.

IV. Полупаразитные и паразитные кустарники.

К древесным относятся и *кактусовидные* растения. По мнению некоторых ученых, они происходят от колючих кустарников. Микобиота этих растений в общих чертах сходна с микобиотой кустарников, чем и подтверждается их родство.

Подробное распределение деревьев и кустарников по типам жизненных форм, которое мы привели выше, не всегда применяется на практике. В микологических и фитопатологических исследованиях чаще употребляется упрощенная классификация Р. Уиттекера: древесные породы листопадные, древесные породы вечнозеленые, древесные породы хвойные, лианы, кустарники листопадные, кустарники вечнозеленые, кустарники хвойные и т.п.

Что дает знание жизненных форм древесных растений в микологических исследованиях? Во-первых, общее представление об амплитуде морфологических признаков древесных растений, выраженных фенотипически в конкретных жизненных формах. Микологам хорошо известно, что каждый тип жизненной формы растения имеет свой индивидуальный состав микобиоты. Поэтому многообразие видового состава грибов на древесных растениях можно объяснить большим разнообразием их жизненных форм. Знание жизненных форм растений также дает возможность прогнозировать

нахождение на них уже вполне конкретных групп грибов, и тем самым исключается практика "сенсационных" находок новых видов.

1.2 Генетическая разнородность популяций растений

Жизненная форма представлена в природе отдельными видами или особями, которые в свою очередь подразделяются на более мелкие таксономические единицы. Ниже приводим перечень и характеристику структурных элементов вида растений.

Вид — исторически сложившаяся совокупность организмов, занимающих определенный ареал обитания и характеризующихся общностью происхождения, сходной системой приспособлений к условиям среды и воспроизведением в поколениях адаптивных черт и признаков.

Подвид — таксономическая категория живых организмов, объединяющихся совокупностью особей, являющихся частью видовой группы и представляющая географически обособленными популяциями.

Разновидность — таксономическая единица, представляющая собой совокупность особей какого-либо вида, отличающихся однородным отклонением морфологических, физиологических и экологических особенностей от других особей того же вида.

Раса — таксономическая категория, применяемая для обозначения хорошо обособленных в экологическом, а иногда и в морфологическом отношении групп организмов внутри вида или подвида.

Форма — отдельные особи внутри вида с заметно выраженными отклонениями морфологических признаков.

Сорт — группа сходных по хозяйственно-биологическим свойствам и морфологическим признакам растений одной культуры, родственных по происхождению.

Клон — генетически идентичные копии, происходящие от одной материнской клетки.

Вид растения занимает определенный ареал. Виды с широким ареалом называют *полиитическими*. Они включают несколько географических рас или подвидов растений. Виды с ограниченным ареалом, как правило, не образуют географических рас и являются *монотипическими*. Особи, составляющие вид, не являются неизменной однородной массой. Каждый организм вида, обладая общими и характерными чертами, имеет и свои индивидуальные особенности. То есть вид представляет собой также определенную генетическую систему, отражая существование дискретной эволюции. Он имеет механизм гарантированной изоляции благодаря особенностям своего цикла размножения, нескрещиваемости, бесплодия гибридов, характерного набора генов, обеспечивающих виду приспособление к определенным условиям жизни.

Каждый вид имеет характерный для него фенотип и генотип. Внешнее однообразие вида еще не выявляет всего генотипического

разнообразия Вид может быть представлен несколькими подвидами, разновидностями, расами, формами, сортами, которые составляют дифференцированную генетическую систему. Как правило, подвиды, разновидности и расы не различаются по числу хромосом, а отличаются набором генов, отдельными хромосомными перестройками. Такие организмы при всем морфологическом сходстве могут обладать различными физиологическими особенностями, например, жизнеспособностью, длительностью развития, плодovitостью.

Вид, представляя собой единую совокупность организмов, расчленяется на отдельные популяции. *Популяцией* называют совокупность свободно скрещивающихся особей одного вида, характеризующихся общностью местообитания и приспособления к данным условиям существования.

Не только организм в целом, но и каждая его ткань представляет собой популяцию клеток в том смысле, что она в какой-то мере всегда генетически неоднородна.

Популяции каждого вида характеризуются генетическим разнообразием. Источником наследственной изменчивости является мутационная и комбинативная изменчивость. Популяции содержат огромное количество разнообразных рецессивных мутаций, различных хромосомных перестроек, концентрации которых меняются в зависимости от размера популяций, условий внешней среды и темпа мутационного процесса. Поэтому в природе не существует двух организмов, абсолютно сходных между собой по генотипу.

Популяции полиморфны, естественный отбор закрепляет существование полиморфизма, контролируя численное соотношение необходимых форм в каждом поколении. Полиморфизм является механизмом поддержания генетической популяции как единой системы. В наследственно обусловленном фенотипическом полиморфизме популяций, в основе которого лежит разнообразие условий обитания, содержатся предпосылки для образования новых форм.

Популяции растений в центрах происхождения имеют наибольшую генетическую изменчивость. Примером устойчивости или высокой адаптации являются гетерогенные популяции.

Генетическая разнородность популяции, сложная генетическая структура вида влияет и на формирование микобиоты. Этим, в частности, объясняется тот факт, что в природе не существует двух организмов с абсолютно сходным видовым составом грибов. Эти различия, как правило, несущественны, но они всегда присутствуют. Они проявляются в развитии различных стадий одного гриба, в распределении грибов по разным экологическим нишам, в особенностях формирования плодовых тел и др. Амплитуда этих различий определяет генетическую неоднородность вида растения. В центре происхождения растений, оптимуме ареала, эти различия существенны. Здесь присутствует весь спектр структурных элементов вида растения, чем и объясняется

богатство видовой состава грибов. В зоне дискомфорта растения различия уже несущественны. А в селекционных гибридах они почти тождественны, поэтому видовой состав грибов у таких растений, например в садах, бедный и однородный.

Таким образом, богатство видовой состава грибов зависит от таксономического ранга растения: у видов самый богатый состав грибов, у сортов — самый бедный.

1.3 Морфологическая структура древесных растений

Древесное растение представляет собой сложную биологическую систему, состоящую из органов и оргanelл и функционирующую как единое целое. Каждый вид растения, независимо от типа жизненной формы, состоит из набора обязательных органов. По морфологическим признакам они являются индивидуальными для каждого таксона. На древесных растениях различают до 10 групп таких органов: это цветок, почка, семя, ткани растения, лист, побег, плод, корень, ствол. Каждый орган также является системой, состоящей из других, более мелких составных частей. Особенности строения этих частей, их функционирование, морфологические и анатомические признаки являются основанием для разделения растений на виды, подвиды, формы, расы.

Поэтому в природе существуют десятки и сотни видов растений одного рода. Так, например, род *Acer* насчитывает около 150 видов, род *Berberis* 175, род *Betula* около 120, род *Caragana* 70, род *Crataegus* около 1250, род *Fraxinus* более 60, род *Juniperus* около 70, род *Populus* около 110, род *Pinus* около 100, род *Salix* свыше 600, род *Quercus* около 600. В то же время существуют роды, представленные всего одним или несколькими видами. Это *Ginkgo* — 1 вид, *Chosenia* — 1, *Aucuba* — 3, *Broussonetia* — 3, *Acca* — 5 и др.

В пределах каждого вида растения существуют формы. Формы, как известно, отличаются незначительными или несущественными морфологическими признаками, например, окраской листьев, структурой кроны и др. Формообразование у растений связано с естественными мутационными процессами, а также происходит под влиянием окружающей среды. В пределах вида могут насчитываться десятки форм растений. Формовое разнообразие предусматривает морфологическое и анатомическое отличие от исходных видов. Внешне оно может выражаться, например, в более низкой адаптивности побегов или листьев, смещении фенофаз, нарушении физиологических процессов, образовании в пределах одной особи разных плодов и др. Появление форм у растений ведет к образованию новых рас симбиотрофных грибов, уже вызывает видовое разнообразие комплекса известных видов.

При изучении микобиоты древесных растений большое значение имеет знание всех морфологических и анатомических признаков

изучаемого вида для того, чтобы установить экологические ниши грибов. Каждый орган растения является экологической нишей для симбиотрофно связанных с ним грибов. Каждая ткань растения, имеющая функциональное назначение, каждая часть органа также являются экологическими нишами для грибов. Практика показывает, что исследователь самостоятельно может выделить на древесном растении до 200 органов. Нами составлен перечень важнейших органов древесных растений и их анатомических и морфологических признаков (табл. 1-1).

Этой таблицей можно пользоваться для выделения экологических ниш и при составлении грибных карт растений. В таблице представлен не полный перечень органов растений, а лишь те, которые имеют хорошо выраженные морфологические признаки. При изучении конкретного вида растения необходимо вносить соответствующую корректировку, добавлять и из исключать те или иные признаки.

Таблица 1-1 Признаки важнейших органов древесных растений

Органы растения	Признаки		
	Функциональ- ные	Морфологиче- ские	Анатомические
ЦВЕТОК	Мужской Женский	Цветоносе Околоцветник Чашелистики Лепестки Тычинки Столбики Пыльники Семяпочка Венчики Рыльце Тычиночная трубка Завязь Плодолистики Чашечка Прицветники Листочки обертки Чешуя Цветоножка	
ПОЧКА	Закрытая Открытая	Чешуя Зачаточная ось	

Органы растения	Признаки		
	Функциональ- ные	Морфологиче- ские	Анатомические
		Зачаточные листья	
СЕМЯ			Зародыш Семенная кожура Эндосперм Семядоли Шиток Почечка
ТКАНИ РАСТЕНИЙ	Образовательные (меристемы)	Верхушечные (апикальные)	Первичные (прокамбий, перикл)
		Боковые (латеральные)	Вторичные (камбий, феллоген)
		Вставочные (интеркалярные) Раневые (травматические)	
	Ассимиляцион- ные ткани Запасные ткани Аэренхима		
	Пограничные ткани	Наружные с преобладающей функцией регуляции газообмена и транспирации (покровные)	Первичные (эпидерма)
			Вторичные (перидерма)
			Третичные (корка и лиридом)
		Наружные с преобладающей функцией всасывания	Ризодерма
			Всасыва-
		Внутренние с преобладающей функцией регуляции прохождения веществ	Эндодерма
			Эксодерма
			Обкладочные клетки проводящих пучков в листьях

Органы растения	Признаки		
	Функциональные	Морфологические	Анатомические
	Выделительные ткани	Наружные	Железистые волоски (трихомы) и выросты (эмергенцы)
			Нектарники
			Гиалотомы
		Внутренние	Выделительные клетки (с эфирными маслами, смолами, кристаллами и др.)
			Многоклеточные вместилища выделений
			Млечники
	Механические (опрочные, скелетные) ткани	Колленхима	
		Склеренхима	Волокна
	Проводящие ткани	Ксилема (древесина) Флоэма (луб)	Склериды
ЛИСТ	Вечнозеленые	Листовка	Эпидерма
	Листопадные	Основание листа	Мезофилл
	Полувечнозеленые	Верхняя сторона	Паренхима
	Световые	Лист	Склеренхима
	Теневые	Нижняя сторона	Колленхима
	Подводные	Лист	
	Надводные	Черешок	
	Простые	Прилистники	
	Сложные	Влагалище	
	Цельные	Жилка	
		центральная	
	Лопастные	Жилка мелкая	
	Голые	Устьице	
	Опушенные		
ПОБЕГ	Вегетативные	Чечевички	Эпидерма
	Репродуктивные	Почки	Перидерма
	Силептические	терминальные	Феллема
	Побеги I порядка	Почки	Феллоген

Органы растения	Признаки		
	Функциональные	Морфологические	Анатомические
	Побеги II порядка Побеги III порядка Побеги IV порядка Элементарные побеги Побеги - усики Плотные побеги Дудчатые Травянистые Одревесневшие	липеральные Почки вегетативные Почки генеративные Почки вегетативно - генеративные Почки покоящиеся Почки спящие Листовые причордии	Феллодерма Пробка Корка (ритидом) Ксилема Флоэма Заболонь
ПЛОД	Листовковые	Боб (<i>Caragana</i> , <i>Acacia</i> , <i>Gemista</i>)	
	Орешковые	Многоорешек (<i>Rosa</i> , <i>Clematis</i> , <i>Liriodendron</i>) Орешек (<i>Platanus</i> , <i>Clematis</i>)	
	Костянковые	Многокостянка (<i>Rubus</i>) Костянка (<i>Persica</i> , <i>Artemisa</i> , <i>Prunus</i>)	
	Коробчатые	Коробочка (<i>Hibiscus</i> , <i>Exochorda</i>) Вислоплодник (<i>Viburnum</i>) Двукрылатка (<i>Acer</i>)	
	Ореховые	Орех (<i>Corylus</i> , <i>Carpinus</i> , <i>Alnus</i>) Крылатый орех	

Органы растения	Признаки		
	Функциональ- ные	Морфологиче- ские	Анатомические
		(<i>Zelkova</i>) Желудь (<i>Quercus</i> <i>Castanea, Fagus</i>)	
	Ягодные	Ягода (<i>Ribes</i> <i>Diospyros</i> <i>Ruscus</i>) Гесперидий (<i>Citrus</i>) Гранатина (<i>Punica</i>)	
	Пиренариевые	Пиренарий (<i>Ilex</i> <i>Sambucus</i> <i>Viburnum</i>) Яблоко (<i>Malus</i> <i>Pyrus, Sorbus</i>) Соплодие (<i>Radix</i> <i>Platanus</i>)	
	Ложный плод	Мегастробил (<i>Pinus, Abies</i> <i>Picea</i>)	
		Мегастробил типа шишко- ягода (<i>Juniperus</i>)	
		Мегастробил типа сочной костянки (<i>Taxus</i> <i>Ephedra</i>)	
			Плодоножка Пучки волос Парашюты Шипы Колючки Шерсть Щетина Мясистое вещество Клейкое вещество Экзокарп Мезокарп Эндокарп

Органы растения	Признаки		
	Функциональные	Морфологические	Анатомические
КОРЕНЬ	Скелетные	Корневой чехлик	Эпидерма
	Полускелетные	Корневые волоски	Эндодерма
	Корневые мочки	Центральный цилиндр	Экзодерма
	Воздушные корни Дыхательные Ходульные Столбовидные Придаточные Корнеродные		Метаксилема Метафлоэма Протоксилема Протофлоэма Протодерма Перитикл
СТВОЛ	Верхняя часть Центральная часть Комплевая часть		Перидерма Первичная кора Вторичная кора Луб Заболонь Ранняя древесина Поздняя древесина Вторичная ксилема Вторичная флоэма

Изучение микобиоты по предлагаемым органам и частям растений является сложным, кропотливым и длительным процессом. Исследователю необходимо знать, что каждый орган растения имеет свой, видоспецифический набор грибов. На цветках будут представлены грибы преимущественно из порядка *Moniliales*, на побегах из порядка *Sphaeropsidales*, на стволах *Aphyllphorales* и т.д. Информация о специализации основных групп грибов на органах растений позволит правильно провести их идентификацию.

Таким образом, видовое разнообразие грибов на древесных растениях зависит от морфологической структуры основных органов. Чем сложнее структура органа, тем больше он имеет экологических ниш и тем больше грибов на нем можно выявить. Наибольшее многообразие морфологических признаков отмечается на побегах и листьях древесных растений. Считаем целесообразным более подробно рассмотреть структуру этих органов.

1.4 Типы побегов

Побеги древесных растений классифицируются по местоположению почек, характеру развития, типу ветвления, скорости роста, типу почек, из которых они образовались.

По местоположению почек: *терминальные* – побеги, образующиеся из верхушечных почек; *латеральные* – образующиеся из боковых почек; *базальные* – образующиеся из нижних почек.

По характеру развития: *детерминированные побеги*, образующиеся из терминальных (верхушечных) почек главной оси и обладающие моноподиальным ветвлением, когда ежегодно раскрывается только одна концевая почка и образуется один побег. *Недетерминированные побеги* образуются не из концевых почек главного ствола, а из почек вторичных осевых ветвей, им присуще симподиальное ветвление.

Побеги, развивающиеся из спящих почек. На главном стебле или на боковых ветвях образуется жировая поросль. Такие побеги появляются у покрытосеменных чаще, чем у голосеменных.

Преформированные побеги образуются на древесных растениях путем фиксированного роста, неограниченного роста или тем и другим способами одновременно. При фиксированном росте происходит растяжение преформированных частей побега после периода покоя. Преформированные побеги образуют листья рано. Побеги, неполовностью преформированные в зимних почках, обычно развиваются длинными и гетерофильными, так как образуют листья двух типов: ранние листья, относительно хорошо развитые в зимних почках и поздние листья, распускающиеся из листовых зачатков, заключенных в почках.

Аномальные побеги. Побеги, которые развиваются в конце вегетационного периода из только что сформировавшихся почек, которые должны были раскрыться на следующий год. Позднеосенние побеги бывают двух основных типов: *ивановы побеги*, образующиеся из терминальной почки, и *пролептические побеги*, образующиеся благодаря пробуждению боковых почек у основания терминальной почки. Ивовые и пролептические побеги не всегда достаточно зимостойки, поэтому они часто повреждаются морозами.

Порослевые побеги – побеги, возникающие из спящих почек, расположенных вблизи от основания ствола. Корневая поросль образуется из адвентивных почек на корнях.

У многих растений часто встречается еще одна группа побегов – *силлептические*. Они развиваются на годовичных побегах данного вегетационного периода из боковых, иногда недостаточно сформированных почек без периода покоя.

По типу ветвления различают побеги: *I порядка* – скелетные ветви, отходящие от главного ствола; *II порядка* – побеги, отходящие непосредственно от скелетных ветвей; *III порядка* – побеги,

расположенные между ветвлениями II и IV порядков; *IV порядка* – однолетние побеги, текущий прирост.

На древесных растениях следует различать также и *элементарные побеги*. Они образуются только на текущем приросте и представляют собой весенние, летние, осенние приросты. Из суммы элементарных побегов образуется годичный побег.

В связи с возрастом растения различают побеги *укороченные* и *удлиненные*. Укороченные побеги, как правило, связаны с развитием генеративных органов, удлиненные – с ростовыми побегами. В пределах одного растения соотношение ростовых и укороченных побегов не остается постоянным в разных условиях и на разных этапах его жизни. В молодом возрасте дерева и кустарника преобладают ростовые побеги, в процессе старения возрастает количество укороченных побегов. Величина ежегодного прироста побегов в длину снижается прогрессивно сверху вниз и внутрь кроны дерева. Это характерно, в основном, для голоосенних растений, у покрытосеменных многие боковые побеги удлиняются с одинаковой скоростью, образуя многочисленные ветки и округлую крону.

Ветвление приводит не только к увеличению количества побегов на растении, но и к разделению функций между ними, т.е. качественному разнообразию их в пределах одного растения. У плодовых деревьев число порядков боковых ветвей возрастает лишь до определенного возраста, а в дальнейшем имеет место лишь смена ветвей тех же порядков, обусловленная их отмиранием и возобновлением. Деревья разных сортов в одинаковых условиях имеют разное число порядков боковых осей и их разное процентное соотношение в кроне.

1.5 Типы листьев

В пределах годичного побега изменяется не только его осевая часть, но и листья. Различают низовые, срединные и верховые листья. Все они имеют различную морфологическую структуру, и у них по-разному протекают физиологические процессы. Верховые и низовые листья на древесных растениях часто бывают недоразвитыми, срединные характеризуются наибольшей дифференциацией.

Низовые листья выполняют функцию защиты подземных и надземных почек и бывают окрашены в коричневый, черный, иногда белый цвета. *Верховые* листья выполняют функцию защитных кроющих листьев, цветков или целых ветвей соцветия, окраска их светлая или приближается к окраске околоцветников, пазушных цветков. *Срединные* выполняют функцию фотосинтеза и всегда имеют зеленый цвет. Срединные листья не остаются постоянными в пределах годичного побега. Они различаются по форме, имеют обычно хорошо выраженную гетерофилию. Она проявляется в физиологических, анатомических и морфологических признаках и свойствах листа. Физиологически верховые листья отличаются более коротким

жизненным циклом. Анатомически по мере продвижения вверх по стеблю у листьев усиливается степень ксероморфности их структуры. Не всегда в пределах побега различия листьев столь хорошо выражены. Довольно часто на побегах образуется только одна формация листьев — низовые или срединные. У древесных растений в средних широтах почти не встречаются виды с побегами, образующими только срединные листья. Зато они преобладают у древесных растений влажных тропических лесов.

Зеленые ассимилирующие листья каждого достаточно развитого побега не остаются постоянными по величине, внешней форме и анатомической структуре, изменяясь по законам гетерофиллии и анизофиллии. Нижние листья каждого годичного побега будут по форме более “молодыми”, чем листья средние и верхние.

1.6 Адаптивность побегов

Адаптивность древесных растений и их органов зависит в первую очередь от действия абиотических факторов. К ним мы относим влияние высоких и низких температур. Распространение растений напрямую связано с их устойчивостью к экстремальным температурам. Известно, например, что у культурных растений устойчивость к высоким температурам обычно бывает более слабой, чем у растений дикой флоры (Гродзинский, 1983). Определяющим же для древесных растений, и в частности для интродуцентов, является действие на них низких температур. Грибы являются теми индикаторами, с помощью которых можно точно установить причину отмирания растения или его органов от мороза или от засухи. По нашим данным, соотношение растений, погибших от мороза и засухи в Крыму составляет 7:3.

Устойчивость отдельных органов растений к действию низких температур различна в пределах даже годичного прироста. Это хорошо видно на *рисунке 1-1*. Устойчивость верхушечных почек однолетних побегов в 2-3 раза ниже, чем почек на побегах двухлетнего возраста. Растение и его части при внешнем сходстве морфологических признаков не являются однородными, что отражается, в частности, на сроках формирования грибов сначала на периферии кроны, затем в центре.

Искусственное или естественное нарушение физиологических процессов у древесных растений также снижает их адаптационные свойства. На устойчивость растений влияет продолжительность тех или иных фаз их развития. Чем длиннее ювенильный период, тем ниже устойчивость растения к абиотическим факторам и выше поражаемость грибами. Мы приводим сравнительную таблицу продолжительности ювенильного периода в некоторых известных видах растений (*табл. 1-2*).

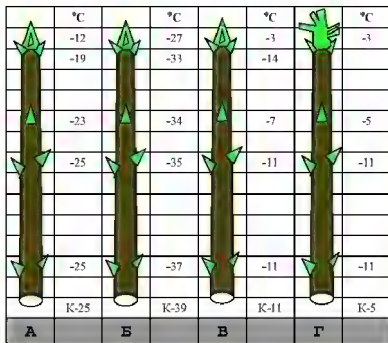


Рис. 1-1. Устойчивость к холоду зимующих почек *Fraxinus ornus* и ее сезонные изменения: А - конец ноября, Б - декабрь, В - начало апреля (набухание), Г - середина апреля (развертывание). Цифрами с буквой обозначена устойчивость камбия (рис. по Mair, 1968 г.)

У хвойных растений вероятность вспышек эпифитотий самая низкая. 5-10 %, у лиственных пород она выше, 15-20 %, а у видов, представленных сортами, она самая высокая, до 50 %. В природе биологически устойчивыми считаются хвойные растения, менее устойчивыми лиственные, а самыми недолговечными и неустойчивыми сорта. Результатом вмешательства человека в природу явилось общее ухудшение состояния растений на больших территориях. Использование ядохимикатов в защите растений, с одной стороны, приводит к уничтожению патогена, с другой снижает общую адаптивность органа и всего растения. Учеными установлено, что фунгициды могут задерживать фотосинтез, уменьшать интенсивность света

Таблица 1-2. Продолжительность ювенильного периода, определяемого временем первого цветения, и вероятность вспышек эпифитотий на протяжении жизни дерева

Вид	Ювенильный период, годы	Вероятность вспышек эпифитотий, %
<i>Pinus sylvestris</i>	5 - 10	5
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	15 - 20	10
<i>Picea abies</i>	20 - 25	10
<i>Abies alba</i>	25 - 30	15
<i>Betula pubescens</i>	5 - 10	15
<i>Fraxinus excelsior</i>	15 - 20	10
<i>Acer pseudoplatanus</i>	15 - 20	15
<i>Quercus robur</i>	25 - 30	5
<i>Malus sp.</i>	7 - 8	50
<i>Pyrus sp.</i>	10	50

падающего на лист, закупоривать устьица, влияя на метаболизм. Например, опрыскивание яблони известково-серной эмульсией в течение первых 5 дней уменьшает фотосинтез наполовину (Кramer, Козловский, 1983). С биологической точки зрения, применение химических препаратов вызывает отравление растения в результате чего происходит задержка процессов адаптации, и это приводит к нарушению всего естественного механизма защиты вида. Микобиота растений с низкой адаптацией бедна и представлена грибами полифагами.

2. Грибы в жизни растений

2.1 Роль и место грибов в биогеоценозе

В микоценологии существует три основных точки зрения на место грибов в биоценозе. Это автономные целостные образования микоценозы, которые в геобиоценозе занимают место наравне с фитоценозом. Грибы образуют автономные сапрофитные или паразитные сообщества только в тех случаях, когда они не вступают в конкуренцию с другими растениями. Грибы являются структурными элементами фитоценоза. Основоположник отечественной фитоценологии В.М.Скучев после долгих колебаний признал, что грибы являются необходимой и неотъемлемой частью биогеоценоза. По мнению Н.Т.Степанова и В.А.Мухина (1979), группировки грибов отдельного биогеоценоза могут рассматриваться как сообщества. Такое сообщество представляется как совокупность грибов, характеризующаяся определенными взаимоотношениями друг с другом и с окружающей средой.

Трофическая взаимозависимость грибов и растений очень часто принимает форму симбиоза. По данным И.А.Селиванова (1977), около 80 % видов растений симбиотрофны с грибами. Многие исследователи рассматривают грибы в качестве симбионтов не только высших растений, но и других организмов. Так А.С.Фомин (1907) рассматривает лишайник как организм, в котором сожительствует гриб и зеленая водоросль. Предполагается, что они находятся в состоянии симбиоза, причем это состояние рассматривается как подвижное равновесие. По некоторым данным, в состав лишайников входит еще и бактерия *Azobacter*. Другим фактом симбиоза является сожительство орхидейных с грибами (Бернар. 1867 Мелн. 1925). Установлено также, что семя орхидеи *Leottia* прорастает только при наличии грибного мицелия, причем эволюция их сожительства достигла такой степени, что некоторые растения утратили фотосинтез и перешли к гетеротрофному питанию (*Gastrodia elata* с *Armillaria mellea*). Аналогичный пример можно привести и с растениями *Lolium temulentum*, *L. perenne*, *L. italicum* (Freeman. 1900-1906 Blaringham. 1912). Согласно другому учению (Eriksson, 1904, 1921), паразитные грибы могут находиться в питающем растении не только в состоянии мицелия, но и в качестве обособленной протоплазмы.

Все эти данные способствовали утверждению в биологии одной из теорий эволюции растительного мира — теории симбиогенеза (Козо-Полянский. 1921), согласно которой единственный путь изменчивости растений — симбиоз. Симбиогенез есть одно из видообразований гибридного и, по мнению Лотси (Lotsy. 1913-1917), организм есть результат комбинаций "первичных плазм", то есть состоит из комплекса других организмов. Одним из убедительных примеров сожительства гриба с древесными растениями является наличие у последних

микоризы, причем у грибов наблюдается очень высокая специализация. По мнению И.В. Каратыгина (1986), «эндофиты грибного происхождения встречаются в надземных частях растений столь же часто, как и микориза, степень заражения ими растений колеблется от 30 до 100 % в зависимости от вида растения или его органа».

В природе нет растений, на которых не развивались бы грибы. Это положение распространяется как на сельскохозяйственные культуры, так и на дикорастущие виды. Распределение грибов по фитоценозам зависит от распределения растений, с которыми многие грибы находятся в той или иной связи (Б.А. Гомизин, 1964).

Изучая фитоценотическую роль микромицетов в различных типах растительности Армении, С.А. Симонян, А.М. Барсегян (1974) пришли к выводу, что каждый тип растительности или отдельно взятый фитоценоз имеет определенное сочетание микромицетов, которое передается из поколения в поколение через вегетативные органы. В зависимости от экологических условий и степени распространения в данном районе того или иного вида гриба, доминирует один или два вида, реже их число достигает четырех. Эту точку зрения разделяют микологи Б.А. Гомизин (1962), И.В. Дылис (1970), Г.И. Сергеев (1977) и др.

Грибы всегда присутствуют на растениях, независимо от их географического происхождения. Экспериментально доказано наличие латентной стадии грибов в тканях живых растений (Гаритинишвили, Гварамадзе, 1978; Ширнина 1983; Ploate, 1981; Tarr 1972; Waller 1981). Так в опытах по изучению раковых образований ели обыкновенной, которые осуществлялись путем отбора проб тканей с последующим посевом их на искусственную питательную среду, удалось выделить и идентифицировать 12 сумчатых и несовершенных грибов, в том числе таких специализированных видов, как *Cytospora kunzei*, *Botryodiplodia excelsa*, *Nectria fockeliana*, *Heterobasidion annosus* (Дорожжкин, Федоров, 1987).

Доказательством симбиотической природы грибов является сходство в строении белковых веществ восприимчивого растения и соответствующего гриба, приуроченного к этому виду (Федотова 1944, Федотова-Громова 1966, Лисниц 1964). Еще Н.И. Вавилов в 1940 г. писал: "Возможно, что при большем углублении в химическую природу плазмы белков, различной у видов и сортов, природа иммунитета станет более понятной". В последние годы эта идея активно и с успехом разрабатывается иммунологами. Согласно мнению ряда исследователей, несовместимость растения и гриба может контролироваться разнокачественностью их белков, тогда как восприимчивость может определяться наличием комплементарных белковых структур у растения и гриба. Чем больше антигенное сходство белков гриба и растения, тем выше иммунологическая совместимость партнеров, и тем вероятнее возможность гриба паразитировать на данном растении (Лисниц, 1970, Федотова, 1944, Федотова-Громова 1965, Charudatton 1972).

2.2 Видовое разнообразие грибов

Общее количество видов грибов, выявленных на древесных растениях, сейчас составляет более 5 тыс., и эта цифра постоянно увеличивается по мере использования новых способов и методов изучения грибов. Микобиота древесных растений земного шара изучена неравномерно. В странах Европы, Северной Америке грибы на древесных растениях изучены гораздо лучше, чем в странах южного полушария. Поэтому невозможно однозначно ответить на вопрос, какое количество грибов приурочено к древесным растениям. До сегодняшнего дня не создано ни одной полной микологической карты древесного растения. Разработанная нами методика и выявленные закономерности развития грибов позволяют решить эту проблему.

На древесных растениях встречаются грибы самых разных размеров. Микроскопические грибы, которые не видны невооруженным глазом, называют *микромикетами*. Размеры таких грибов составляют несколько микрон, и они бывают заметны только под микроскопом. Другие грибы имеют плодовые тела крупных размеров, они хорошо заметны на деревьях. Их называют *макротрофами*. Размеры таких грибов достигают от нескольких сантиметров до 0,5 метра. Типичными представителями их являются трутовые грибы. К макротрофам относят также шляпочные грибы, имеющие центральную ножку.

Грибы на древесных растениях бывают *однолетними* и *многолетними*. Возраст грибов может также исчисляться несколькими днями или неделями. Все зависит от того, к каким органам растений они приурочены. Например, на цветках возраст биотрофных грибов составляет 10-20 дней, на стволах 10-15 лет. Обычно возраст гриба устанавливается по наличию зрелых спор, сформировавшихся плодовых тел, иногда по нахождению гриба в стадии мицелия. Но не следует забывать, что гриб длительное время живет в латентной или скрытой стадии. А плодовые тела или органы их размножения формируются лишь тогда, когда возникает угроза существованию гриба в латентной стадии. Как долго протекает жизнь гриба в латентной стадии мы пока не знаем. Поэтому истинный возраст гриба будет складываться из периода развития в скрытой стадии и периода жизни сформировавшихся плодовых тел.

Все грибы, которые встречаются на древесных растениях, делятся на две основные категории: *биотрофы* и *ксилотрофы*. Биотрофы это те виды, которые могут вызывать патологию живых тканей или их отмирание. Ксилотрофы же вызывают разложение растительных остатков. Как научиться различать биотрофные и ксилотрофные виды грибов, можно узнать из этой книги.

На древесных растениях мы выделяем 15 групп грибов, различающихся индивидуальным видовым составом и характером развития. Наиболее существенные различия микобиоты наблюдаются по органам растений.

Грибы семян. Доминируют сапротрофные плесневые грибы из родов *Penicillium*, *Aspergillum*, а также из других родов семейства Monilaseae. На семенах основных лесобразующих пород некоторое распространение имеют высшие грибы из порядков Melanconiales, Sphaeropsidales. Еще реже встречаются сумчатые грибы. Базидиальные грибы практически не встречаются.

Грибы всходов, сеянцев. Микобиота всходов и сеянцев бедная. Основными являются фитопатогенные почвенные грибы из родов *Pythium*, *Fusarium*, а также некоторые факультативные сапротрофы из родов *Alternaria*, *Cladosporium* и др., вызывающие увядание всходов. Специализированные виды грибов встречаются на сеянцах в следующей пропорции: один вид растения - один специализированный гриб.

Грибы цветков. Доминируют специализированные грибы из семейства Monilaseae. Некоторое распространение имеют сапротрофы из родов *Penicillium*, *Botrytis*, *Alternaria*. На интродуцированных растениях могут встречаться высшие специализированные грибы, например, мучнисто-росяные, ржавчинные.

Грибы плодов. Распространены специализированные грибы из порядков Moniliales, Melanconiales, Sphaeropsidales, а также мучнисто-росяные и ржавчинные грибы. Микобиота плодов не отличается богатым видовым разнообразием симбиотрофных грибов. Часто здесь встречаются те же грибы, что и на листьях. Сапротрофные грибы встречаются крайне редко, преимущественно это представители семейства Monilaseae.

Грибы листьев. Доминируют специализированные виды грибов из подотделов группы митоспоровых грибов и Ascomycotina, Basidiomycotina. Богатство видового состава зависит от происхождения растения, его места в ареале, факторов внешней среды. На листьях аборигенных растений можно выявить от 2 до 5 разных видов грибов, на интродуцированных 1-2 вида. Микобиота листьев является одной из самых богатых среди органов растений.

Грибы почек. Представлены преимущественно специализированными грибами из порядков Moniliales и Melanconiales. Часто встречаются сапротрофные виды грибов семейства Monilaseae. Микобиота почек изучена недостаточно.

Грибы побегов. Самое большое богатство видового состава грибов отмечается на побегах. Здесь насчитывается до 70 % всех видов грибов, обнаруженных на растении. Микобиота представлена специализированными видами из порядков Sphaeropsidales, Melanconiales, Moniliales группы митоспоровых грибов, а также из подкласса Pyrenomycetes подотдела Ascomycotina. Реже встречаются грибы порядка Uredinales подотдела Basidiomycotina.

Грибы стволов. Подавляющее большинство грибов составляют макромикеты из подотдела Basidiomycotina. Незначительное участие

имеют дейтеромицеты и некоторые сумчатые грибы. Они встречаются на единичных видах растений.

Грибы корней. Распространены исключительно микромицеты из подотдела Basidiomycotina. Очень редко на корнях встречаются дереворазрушающие микромицеты из подкласса *Rugetomycetes*. На молодых растениях, всходах, встречаются грибы порядка *Moniliales*.

Грибы молодых растений. Микобиота молодых растений имеет свои отличительные черты. Здесь никогда не бывает макромицетов. По всей кроне обычно распространен один, реже два вида некротрофных грибов из группы митоспоровых грибов или их телеоморфы.

Грибы старых растений. В кроне растений доминируют базидиальные макромицеты. Чаше это однолетние или многолетние трутовики. По периферии кроны распространены некротрофные виды из группы митоспоровых грибов и подотдела *Ascomycotina*. Экологические ниши грибов дифференцированы, чем и объясняется большое видовое разнообразие грибов по сравнению с молодыми растениями. На цветках и плодах встречаются специализированные грибы.

Грибы лесной подстилки. Микобиота веточного опада и листьев представлена, в основном, телеоморфами биотрофных специализированных грибов. Здесь же встречается большая группа сапротрофных микромицетов, которые участвуют в разложении отмершего субстрата. В сырых местах некоторое распространение имеют ксилотрофные шляпочные макромицеты.

Грибы лесных почв. Каждый тип леса имеет свой, индивидуальный видовой состав почвенных грибов. Они регулируют процессы воздушного и водного обмена в верхнем слое почвы, обеспечивают защиту живых корней от патогенных организмов, выполняют другие жизненно важные для растения функции. В ризосфере корней древесных растений доминируют исключительно низшие виды грибов. Видовой состав их изучен недостаточно полно.

Грибы по сезонам года. Многие виды грибов на древесных растениях имеют хорошо выраженный сезонный характер развития. Оптимальной температурой для большинства биотрофных грибов является +20-25°C, что наблюдается обычно летом. Весной доминируют грибы, вызывающие болезни цветков. Осенью больше видов грибов встречается на листьях и плодах. Зимой, при отрицательных температурах развитие всех грибов прекращается.

Грибы по типам жизненных форм растений. Самая богатая микобиота наблюдается у древесных пород, самая бедная у кустарников и кустарничков. Если рассматривать растения с точки зрения их происхождения, то микобиота аборигенных растений обычно в 5-7 раз богаче по всем группам грибов, чем микобиота интродуцентов.

Видовое разнообразие грибов на древесных растениях не исчерпывается рассмотренными группами. Мир грибов на древесных растениях гораздо больше и сложнее.

2.3 Интродукция растений и распространение грибов

Одним из малоизученных в микологии является вопрос о формировании микобиоты на интродуцированных растениях. По утверждению *Н.А. Паумова (1950)*, "всякая интродукция древесных и кустарниковых растений влечет за собой и интродукцию соответствующих паразитов, что может считаться аксиомой". Этой точки зрения придерживаются и другие исследователи (*Хохряков, 1963*, *Гуцевич, 1965*). Процесс формирования патогенной микобиоты интродуцентов изучался *В.К. Неофитовой (1958)*, *Л.А. Шааровой (1976)* в Полярно-альпийском ботаническом саду. Они выделили три источника поступления грибов: с привезенными растениями, переход паразитных грибов с местных растений на интродуцированные, изменение специализации местных видов грибов на новых растениях. К этим выводам приходили многие исследователи, однако у них не было четкой убежденности в том, что процесс этот носит закономерный характер.

Исследуя микобиоту Минского ботанического сада, *С.В. Горленко (1987)* отмечала, что видовой состав грибов на начальном этапе интродукции растений очень беден, носит случайный характер, представлен широкоспециализированными видами. Автор утверждает, что 70 % заболеваний интродуцентов вызывают местные патогенные грибы. Этому же мнению придерживаются и другие исследователи (*Земкова, Антицогова, 1987*). Изучая и сравнивая видовой состав 23 видов деревьев местной флоры и интродуцентов в Англии, (*Strong, Levin (1975)*) пришли к выводу, что разнообразие и число биотрофных грибов увеличивается по мере расширения ареала питающего растения; на интродуцентах и абортивных деревьях, имеющих сходный ареал, оно одинаковое.

На процесс формирования микобиоты и распространения грибов влияют различные абиотические и биотические факторы (*Грегори, 1964*). *И.И. Минкевич (1972)* подчеркивает, что резерватом патогенных грибов для плодовых служат леса и лесопарки, а также больные и погибшие растения. Важнейшими переносчиками грибов, вызывающих сосудистые и раковые заболевания (*Ophiostoma, Cylindrospora*), считаются насекомые (*Кротис, 1967*). *М.К. Хохряков (1963)* отмечает, что существенную роль в распространении и возникновении грибов играет человек, хозяйственная деятельность которого стимулирует этот процесс. Он указывает, что "внедрение в практику новых, устойчивых к болезням сортов является импульсом, способствующим размножению наиболее вирулентных форм патогена и постепенному накоплению их в популяции".

2.4 Внешняя среда, растения и грибы

На процесс формирования микобиоты у древесных растений в значительной степени влияет внешняя среда. К "внешней среде" мы относим действие климатических, антропогенных факторов, почвы, экологических катастроф. Эти факторы воздействуют на грибы прямо,

влияя на их жизнеспособность и формирование инфекционного фона, или опосредованно, через растение, снижая его жизненные функции и провоцируя появление определенного состава грибов (рис. 2-1).

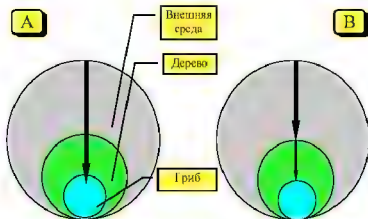


Рис. 2-1. Прямое (А) и опосредованное (В) влияние внешней среды на развитие грибов у древесных растений

Климатический фактор От него в первую очередь зависит скорость формирования микофлоры на растениях и их жизнеспособность. Высокие температуры ослабляют растения, вызывают отмирание отдельных веток, органов, на которых через определенный промежуток времени появляются симбиотрофные грибы. Индикаторными видами грибов в кроне древесных растений могут выступать представители порядка Sphaeropsidales. Это грибы родов *Phoma*, *Diplodia*, *Camarosporium*, *Phomopsis*, *Cytospora*, а также специализированные по родам и видам растений грибы.

Высокие температуры влияют на цикл развития биотрофных грибов, на формирование плодовых тел, на вызревание спор. Если превышает на 10-15° оптимальная для развития грибов температура, которая в среднем для всех грибов составляет 20-25°, то показатели жизнеспособности, цикла развития грибов, количества жизнеспособных спор снижаются на 30-50 %. Это происходит из-за быстрой потери влаги отмершими побегами. У некоторых видов растений, таких как *Lonicera*, *Weigela*, *Leicesteria*, *Chimonanthus*, имеющих трубчатую структуру побегов, иссушение побегов происходит очень быстро, в связи с чем на них не успевают сформироваться симбиотрофные микромикеты.

Экологические ниши в этом случае сразу заполняются ксилотрофными грибами.

Высокие температуры влияют и на процесс формирования различных стадий грибов. В частности, на отмерших летом побегах биотрофный гриб встречается в 2-3 раза чаще в стадии телеоморфы, чем анаморфы, или же образуется исключительно телеоморфа. Плодовые тела грибов в этом случае формируются также в два раза быстрее, чем на побегах, отмерших в период покоя. В экстремальных условиях стадия сохранения гриба телеоморфа всегда доминирует над активной стадией анаморфой, что является законом природы.

Действие **низких** температур проявляется в уничтожении на растениях симбиотрофных грибов в их естественных экологических нишах. В этом случае известные виды грибов могут встречаться в несвойственных им экологических нишах. При очень сильных повреждениях растений низкими температурами на побегах сразу происходит развитие ксилотрофных микромикетов из порядка *Moniliales*, в частности, грибов из родов *Tubercularia*, *Fusarium* и др. В этом заключается существенное отличие видового состава грибов, формирующегося под воздействием низких температур, от состава грибов, формирующегося при высоких температурах, когда доминируют биотрофные специализированные грибы порядка *Sphaeropsidales*.

Влажность воздуха является одним из важных факторов в развитии грибов. Она повышает влажность субстрата, ускоряет процессы развития многих симбиотрофных грибов. Повышенная влажность воздуха является причиной возникновения эпифитотий таких опасных заболеваний древесных растений, как монилиоз плодовых (*Monilia cinerea*), антракноз платанов (*Glotozporium platani*), серая гниль (*Botrytis cinerea*), альтернариоз цветочных растений (*Alternaria alternata*), курчавость листьев (*Taphrina deformans*, *T. cerasi*) и др. При длительном периоде повышенной влажности воздуха нарушаются физиологические процессы у растений, и многие сапротрофные грибы порядка *Moniliales* могут приобретать патогенные свойства. К таким грибам относятся виды из родов *Fusarium*, *Alternaria*, *Penicillium* и др. Действие этих грибов особенно сильно проявляется на интродуцированных и выращиваемых в искусственных условиях растениях.

Особое место среди факторов, влияющих на процесс формирования микобиоты растений, занимают **климатические аномалии**. Для них характерна определенная цикличность проявления, что позволяет их прогнозировать с достаточно высокой точностью. Они бывают 10-летние, 20-летние, 30-летние, 50-летие, 100-летние и связаны с космическим влиянием на землю. Характер их действия выражается в глобальном или региональном влиянии неблагоприятных для растений климатических факторов. Это могут быть длительное время продолжающиеся суровые зимы, годы с повышенной солнечной радиацией и др. Такие явления продолжаются обычно несколько лет, с

нарастанием, хорошо выраженным ликом и затуханием или стабилизацией климатических параметров. Они сопровождаются высокой, по сравнению с другими годами, интенсивностью развития паразитных грибов на аборигенных растениях и эпифитотийным характером их проявления в искусственных насаждениях. Причем, эпифитотии возникают только за пределами ареалов этих растений, и чем дальше от оптимума будет находиться растение, тем сильнее будет выражена болезнь. Примером могут служить периодически повторяющиеся эпифитотии ценангиевого рака - *Cenangium abietis* в искусственных насаждениях растений рода *Pinus* за пределами своих ареалов. Вспышки болезней обычно сопровождаются массовым развитием вредителей на аборигенных видах растений. Так в 1986 г в Юго-Восточном Крыму отмечалась вспышка эпифитотии ценантиоза на *Pinus pallasiana*. В этом же районе в те же сроки было зафиксировано сильное развитие южной можжевельной моли *Gelechia senticetela* на *Juniperus excelsa*. Это так называемое обычное проявление климатической аномалии.

Однако, действие климатических аномалий может быть выражено и совершенно по-другому. Так наступление холодов на 1-2 месяца раньше обычных сроков вызывает повреждения и даже гибель растений в зонах их относительного комфорта, в то же время никак не затрагивая растения далеко за пределами этих зон. Здесь уязвимым звеном оказывается ритм развития: в более комфортных условиях оно продолжается дольше, чем в суровых местообитаниях. Примером может служить массовая гибель *Cupressus sempervirens* в Алуште и ее окрестностях и полная испорченность его в районе Феодосии и Судака (зима 1993-1994 гг.). Такое явление наблюдалось в Крыму в результате необычно раннего наступления морозов (ноябрь 1993 г.), которые продолжались подряд около 40 дней. Температура при этом не опускалась ниже 10°C. Аборигенные и культурные растения в зоне климатического риска практически не пострадали. Микобиота на поврежденных морозом растениях сформировалась, согласно сукцессионным законам, через 8-12 месяцев. Проявление климатических аномалий такого характера в Крыму наблюдается крайне редко, примерно один раз в 50-70 лет.

Антропогенный фактор Влияние человека на формирование микобиоты растений огромно. Часто оно связано с незнанием или игнорированием законов природы, грубым вмешательством в ее процессы. Так создание монокультур приводит к массовому накоплению на больших территориях патогенных грибов, представляющих опасность и для аборигенных растений. Парки являются настоящими рассадниками таких групп грибов, как некротрофы и фитопатогенные ксилотрофы. В городских насаждениях Ялты и парках Южного берега Крыма такие грибы, как *Ganoderma applanatum*, *Phellinus torulosus*, *Inonotus hispidus* встречаются в четыре - шесть раз чаще, чем в естественных ценозах.

По сути, всю деятельность человека, связанную с выращиванием растений, можно отождествить с выращиванием и распространением грибов. Один из самых распространенных способов заражения растений грибами - через механические повреждения, наносимые растению при уходе. Повреждение коры на стволах, корнях растения всегда вызывает отмирание определенного количества скелетных ветвей, на которых формируется соответствующая экологической нише микобиота. Сами повреждения впоследствии становятся местами развития различных фитопатогенных трутовых грибов.

В 80 % случаев именно с деятельностью человека связано возникновение пожаров в лесных насаждениях. Они всегда сопровождаются интенсивным развитием некротрофных грибов на поврежденных растениях. Мы проводили специальные исследования на пожарниках в Ягтинском горно-лесном заповеднике (Крым) и установили, что развитие некротрофных грибов наблюдается на растениях с необгоревшей (почерневшей) корой. На побегах или стволах с сильным повреждением коры микобиота патогенных грибов вообще не формируется. Примерно через 6-10 месяцев после пожара в лесу наблюдается второй, "грибной пожар", который затрагивает и уцелевшие экземпляры. Для пирогенных мест на растительном субстрате характерно также развитие и своих, пирогенных видов грибов из родов *Daldinia*, *Rizina*.

С деятельностью человека связывают повреждения и гибель растений от затопления, избытка влаги. Ксерофитные растения, например, не выносят даже малейшего подтопления корней, а если это происходит, то они в течение короткого времени (одного года) погибают независимо от их возраста. В этом случае через 3-6 месяцев после гибели такое растение представляет собой "грибной костер", так как формирование грибов происходит сразу по всей кроне отмершего растения. На растениях, погибших от подтопления, гораздо раньше, чем на пожарниках, происходит развитие ксилотрофных трутовых грибов: *Laetiporus sulphureus*, *Lentinus lepideus*, *Polyporus squamosus*, *Fomes fomentarius*.

Экологические катастрофы. Они связаны как в действительности неконтролируемых и непредсказуемых природных сил в виде взрывов вулканов, землетрясений, так и с деятельностью человека. Массовая гибель насаждений вокруг промышленных городов становится национальной проблемой для многих государств. Химические загрязнители настолько сильно отравляют растения, что в их геноме уничтожается практически вся цепочка симбиотрофных грибов. Поэтому в таких местах видовой состав грибов на растениях бедный, часто представлен одним - двумя видами грибов по всей кроне.

Сильно повреждаются растения от ионизирующего излучения, что наблюдается в зоне ядерных взрывов. Мы не располагаем информацией об особенностях формирования грибов в этой зоне, но можно

предположить, что видовой состав грибов здесь будет бедный. В результате вулканической деятельности происходит выброс огромного количества пепла, который разносится на десятки и сотни километров от эпицентра взрыва. Повреждаются, в первую очередь, листья, зеленые побеги растений, плоды, нарушаются процессы фотосинтеза. Все это способствует ослаблению растений и развитию на них сапротрофных микромицетов.

В этом разделе мы показали, какие основные, важнейшие факторы внешней среды, деятельности человека и естественных сил природы влияют на формирование микобиоты древесных растений. Безусловно, что этим не исчерпывается все многообразие тех сил, которые влияют на растения и, следовательно, на формирование грибов.

3. Стереотипы мышления и консерватизм исследователей

3.1 Почему грибы паразиты растений?

Большая группа грибов, которые выявляют на растениях, относится многими исследователями к паразитным видам. Паразитные грибы, по их мнению, обладают такими качествами, которые их отличают от сапротрофов, это распространенность и вредоносность. Некоторые исследователи относят к паразитным видам грибы, встречающиеся только на вегетирующих органах растений. Это большая группа мучисто-росяных, ржавчинных видов, грибов вызывающих различные пятнистости листьев и некрозы. Другие ученые относят к паразитическим все виды, которые удается обнаружить на отмирающем или отмершем растении. При этом абсолютно не учитывается, к какой стадии сукцессии относится тот или иной гриб. В связи с этим в группу паразитных грибов ошибочно включают большое количество сапротрофных видов.

Часто не учитывается и тот факт, что при определенных условиях выращивания растения на разных стадиях его развития в зависимости от действия абиотических факторов некоторые широко распространенные сапротрофы могут использовать ослабленные растения как субстрат и вызвать патогенный процесс (*Alternaria*, *Penicillium*, *Fusarium*). Правомочны ли мы относить в этом случае такие грибы к паразитным видам?

При отнесении грибов к паразитным организмам в сильной степени проявляется практический подход. Действительно, первое, с чем сталкивается человек при гибели урожая или порче плодов, цветков, листьев, это грибы, которые всегда встречаются на поврежденных органах. Появляется абсолютная уверенность в паразитических свойствах грибов, подкрепленная к тому же способностью их вызывать аналогичные симптомы болезни при искусственном заражении однородных организмов. Здесь трудно не поддаться искушению объявить гриб паразитом, глубоко при этом не вникая во все тонкости взаимоотношений грибов и растений, не зная роли и места грибов в системе "растение - гриб - среда", а также законов, по которым происходит развитие грибов.

В отношении культурных растений, понятие "паразитизм" можно использовать так как грибы способны поражать большое количество растений и вызывать эпифитотию. При этом происходит сильное повреждение или полное уничтожение урожая, а иногда и самого растения, в связи с чем экономике наносится огромный ущерб.

По отношению к естественному ценозу понятие "паразитизм" неприменимо. Естественный ценоз так организован, что он препятствует

распространению биотрофных организмов в насаждении. Это обеспечивается сложной структурой насаждения, его разнокачественностью, более сложной дифференциацией экологических ниш по сравнению с одной нишей, как это бывает у культурных растений. Поэтому биотрофный гриб может проявить паразитические свойства только на своем хозяине, являясь по сути дела санитаром природы.

Разделение грибов на паразитные и непаразитные напрямую связано с решением кардинального вопроса в микологии: чем являются грибы для растения? Современная трактовка этого вопроса свидетельствует о том, что многие исследователи разделяют идею случайного появления грибов на растениях. Однако все факты, касающиеся жизни паразитных грибов, свидетельствуют об обратном, о неслучайном их развитии на растениях. Более того, высокая специализация грибов по видам растений, четкое распределение их по экологическим нишам, сходные для всех растений сукцессионные процессы грибов, происходящие в этих нишах, и другие закономерности свидетельствуют в пользу гипотезы о грибе как о части самого растения. Притом необходимого, обязательного его компонента, взаимоотношения которого с хозяином строятся на клеточном уровне. Сама идея признания гриба компонентом растения не нова, она и раньше высказывалась многими учеными, а в последнее время убедительно подтверждается теориями иммунитета: теорией сопряженной эволюции гриба и растения, генетической теорией Флора, молекулярно - генетической, эволюционно - генетической.

Известный миколог Халсворт в статье "Общее количество грибов, их значение в функционировании экосистемы, сохранение и значение для человека" говорит о том, что некоторые исследователи высказывают почти фантастические предположения о том, "что растения представляют собой фенотипическое выражение симбиотического союза водоросли, гриба, вирусов, бактерий". Чтобы проверить эту гипотезу, необходимо всесторонне изучить консортивные связи растения со своими компонентами.

3.2 Основные ошибки при изучении грибов на растениях

Основной ошибкой, препятствовавшей познанию природы грибов на древесных растениях, было то, что грибы никогда не рассматривались как симбиотрофные организмы. В представлении многих исследователей, как раньше, так и сейчас, грибы являются случайным, необязательным и даже вредным элементом, попавшим на растение извне.

Накоплена огромная информация, свидетельствующая в пользу симбиотрофной природы грибов на растениях. Уже точно установлено, что грибы встречаются на всех без исключения растениях, независимо от их географического происхождения и жизненной формы. Известно

также, что каждый вид растения имеет свой, индивидуальный набор грибов, который идентичен для всех особей в популяции. О симбиотической природе грибов наглядно свидетельствуют случаи одновременного их развития на огромных территориях на своих растениях-хозяевах, что наблюдается в провокационные годы. Ярким примером симбиотической природы грибов являются грибы-микоризообразователи, которые встречаются практически у всех древесных растений. Сейчас известно около 200 тыс. микосимбиотрофных видов высших растений (Дудка, Вассер, 1987). Эта связь очень хорошо прослеживается и ярко выражена у всех орхидных.

При изучении грибов на древесных растениях часто игнорируется сам основной предмет исследования – растение. Это наглядно проявляется уже на этапе сбора микологического материала. Древесное растение рассматривается не как сложная биологическая система, а всего лишь как субстрат для “заселения” грибами. Естественно, что и осмотр растения делается поверхностно. Не учитывается его возраст, структура кроны, условия произрастания, жизненная форма, занимаемая грибом экологическая ниша и др. В то же время большое значение придается дате сбора гриба, месту сбора с привязкой к административным (а не экологическим) районам, автору находки и т.п. То есть, максимально учитывается не главная, а второстепенная информация, которая накапливаясь является порой непреодолимым барьером для дальнейшего познания. Анализ микобиоты очень часто осуществляется в отрыве от растений-хозяев. Географический анализ ошибочно отождествляют с ботаническим анализом, построенным по территориальному принципу. В связи с этим возникает вполне закономерный вопрос: может ли какая-либо территория иметь свою микобиоту? Правомерен ли вообще анализ грибов в отрыве от растений?

Один из серьезных недостатков современных микологических исследований – это то, что закон экологических ниш не используется на практике. В частности, игнорируется *закон экологических ниш*, который позволяет увидеть порядок в расположении грибов по топическим и трофическим нишам. *Закон сукцессионных изменений* позволяет объяснить видовое разнообразие грибов в конкретной экологической нише, увидеть порядок смены грибов во времени. *Закон географического викарианта* позволяет объяснить смену грибов на растениях в разных зонах его ареала, а также смену грибов внутри кроны как частное проявление этого закона на растении. Это основные биологические законы, которым подчиняются все живые организмы на земле, и их необходимо знать при изучении грибов.

Серьезным упущением в микологических исследованиях мы считаем недостаточность наших знаний о жизненных формах симбиотрофных грибов. Во внимание принимаются грибы либо в состоянии мицелия, либо с плодовыми телами. Форма существования гриба на клеточном уровне, когда он находится в гомеостазе со своим

хозяином, из-за сложности фиксации его на этой стадии микологиями обычно не рассматривается

На всех этапах исследований, будь то сбор материала, обработка, интерпретация, необходимо использовать логические, философские законы. В природе все закономерно и целесообразно. Для всех организмов существуют единые законы стресса, функционирования и развития. "Яркая, вечно изменчивая, полная красок, случайностей, не поддающаяся нашему чувству разнообразия живая природа, в сущности построена на мере и на числе. Она согласована в своих тончайших проявлениях и по существу является частью единого стройного целого, единой структуры организованности" (Вернадский, 1960)

В науке всегда будет недостаточно фактов для установления общих закономерностей. Поэтому при решении фундаментальных научных задач исследователь обязан использовать в качестве инструмента основные философские законы развития. Использование этих законов позволяет осуществлять прогноз, формулировать гипотезы об общих принципах, тенденциях развития, о природе конкретных явлений, еще не проработанных специальными научными методами.

В науке применяются разные способы познания. В частности, дедуктивный метод используется, когда выдвигается какое-то гипотетическое предположение, новая научная идея. Выводы в этом случае соотносятся с общими законами развития. Философские законы развития это та путеводная нить, которая позволяет случайные факты объединить, правильно расположить и интерпретировать в общей картине мира.

Если жизнь представляет собой непрерывный биологический процесс, то непрерывным должно быть и его познание. В микологических исследованиях это систематическое, непрерывное, целенаправленное накопление фактического материала с целью качественно нового его осмысления. Это также и анализ материала с позиций биологической целесообразности, а не только прагматизма и субъективизма. Однако на практике такого подхода добиться не просто.

Согласно общепринятым в микологии методам исследований, сбор первичного материала осуществляется во время экспедиционных поездок, которые обычно приурочиваются к определенным сезонам, чаще к весне и лету. Время исследований часто ограничивается не днями, а часами и даже минутами. При визуальном осмотре собирается лишь хорошо заметный глазу, видимый микологический материал. При этом исследователь не делает попытки засвидетельствовать факт, что собранная им информация отражает лишь одно какое-то состояние растения из многочисленных его проявлений. Полученные результаты обычно распространяются на все растение в целом без учета его жизненного состояния. Это одна из основных ошибок исследователя, влекущая за собой неправильные выводы в целом при интерпретации материала.

В микологии сам процесс сбора материала уже является достаточно сложным. Исследователь не всегда при осмотре растения может обнаружить грибы, что объясняется особенностями их развития. В результате создается стойкое представление о "поражаемых" и "непоражаемых" растениях, а отсюда, естественно, и о случайной природе грибов на растениях. Кроме того, процедура определения вида гриба требует специальных знаний систематики, морфологии, биологии грибов. Огромное их многообразие в природе не позволяет исследователю хорошо разбираться во всех группах грибов. Поэтому среди микологов во всем мире распространена узкая специализация по отдельным родам или семействам грибов. Такая специализация ученых не может не отразиться на объективности суждений по общим проблемам микологии, мешает увидеть в частных проявлениях общие законы развития.

Мы разработали новый способ сбора и систематизации микологического материала, используя который можно будет учитывать многообразие сторон жизни растений и симбиотрофно связанных с ними грибов. Это составление микологических карт растений.

4. Закон экологических ниш

4.1 Экологические ниши грибов на древесных растениях

При изучении грибов на древесных растениях обращает на себя внимание тот факт, что грибы в кроне распределяются не хаотично, а в строгом порядке. Каждый вид, род грибов занимает свою, строго определенную экологическую нишу. Такими экологическими нишами могут быть различные органы растения, возраст, типы ветвления побегов и др.

Экологическая ниша — это совокупность всех факторов среды, в пределах которых может существовать вид, это также место и роль вида в общем круговороте веществ и превращениях энергии в природе. Вопрос об экологических нишах для грибов является одним из наименее разработанных в научной литературе. Объясняется это малой изученностью видового состава грибов на растениях, особенностей развития биотрофов и сапротрофов, преобладанием в фитопатологии практических аспектов, сложностью методических и методологических подходов. В настоящее время наибольшее распространение в литературе получила концепция многомерной экологической ниши, предложенная в 1965 г. Дж. Хатчинсоном (*Hutchinson 1965*). Согласно этой концепции, можно выделить фундаментальную или теоретически возможную, потенциальную нишу, которую вид мог бы занять в наиболее благоприятных условиях и при отсутствии конкуренции, и реализованную нишу, которую вид фактически имеет в конкретных условиях. Реализованная ниша меньше, чем потенциальная.

С понятием экологической ниши связан один из основных законов биологии — закон конкурентного исключения, открытый Г. Ф. Гаузе. Он формулируется следующим образом: в одной экологической нише не могут сосуществовать два или более близких вида. Один из них в скором времени вытесняет менее удачливых конкурентов. Вследствие этого виды, занимающие одну или близкие ниши, должны быть разделены в пространстве или времени, либо иметь надежные убежища, спасающие от конкурентов. Так в природе возникают виды грибов, обитающие на корнях, листьях, стволах, вегетативных органах растений (пространственная изоляция), развивающиеся в разные месяцы, различающиеся по отношению к абиотическим факторам и т.п. (*Вандерпланк 1981, Голдовский, Гарибова, Сиорова 1986, Звягинцев 1986, Tarr 1972*). Комбинация биотических и абиотических факторов создает неограниченный набор экологических ниш для грибов.

Изучением экологических ниш грибов на древесных растениях практически никто еще не занимается. Попытка определить экологическую нишу для грибов, в частности для *Fomes fomentarius*, встречающихся на видах *Betula*, имеются в работе Т. В. Вахмистровой

(1987) Ею установлено, что гриб предпочитает древесные остатки диаметром 8-10 см при ширине экологической ниши 0,49

4.2 Пространственные и временные экониши

У древесных растений мы выделяем шесть групп экологических ниш, в которых встречаются грибы. Они сгруппированы по принципу пространственного и временного распределения. На *органах* растений и их частях определено 17 основных экологических ниш. Сюда включены репродуктивные, генеративные и вегетативные органы, растительные остатки. Экологических ниш по *типам жизненных форм* мы предлагаем не менее 10. По *возрасту* растений мы установили также 10 ниш, каждая из которых соответствует одному классу возраста. Объем этого класса для разных растений неодинаковый, у древесных медленнорастущих деревьев 20-летние классы, у быстрорастущих 10-летние, у всех древесных интродуцентов 10-летние, у кустарников, полукустарников, лиан 5-летние классы возраста. Практика показала, что такое разделение является наиболее удобным в отношении древесных растений. По *географическому происхождению* для Крыма выделено 11 экологических ниш, для других регионов и континентов этот показатель будет иным и соответствовать тому количеству географических районов мира, откуда будут привлечены эти растения. По *категории состояния* рекомендуется выделить пять экологических ниш, которые будут находиться в амплитуде от здоровых до полностью погибших.

Для характеристики *места произрастания растений* предлагается использовать типы лесорастительных условий или экотопы, которые обычно строго приурочены к установленным единицам лесорастительного районирования региона: округам, лесорастительным зонам, высотным поясам, а в их пределах — к различным экспозициям, положению участков относительно рельефа, почвам, горным породам. Они определяются по типу древостоя, составу и бонитету древесных пород, подлеску, травостоя. Общее количество таких экотопов, например для Крыма, составляет 23, для других географических районов оно будет иным. В качестве характеристики местопроизрастаний можно брать также зоны ареала (оптимума, адаптации, интродукции, дискомфорта), или пользоваться более дробными единицами: типами леса, геоботаническим зонированием и т.д. Ниже приводится перечень основных групп экологических ниш на древесных растениях, которым могут пользоваться студенты и аспиранты без специальной микологической и ботанической подготовки.

4.3 Важнейшие экологические ниши грибов на древесных растениях

4.3.1 Органы растений

- Цветки
- Листья, ягоды, шишки
- Листья, хвоя
- Силепитические побеги (текущий прирост, диаметр 1-2 мм)
- Побеги IV порядка (однолетние, 3-10 мм)
- Побеги III порядка (двух-трехлетние, 10-15 мм)
- Побеги II порядка (трех-пятiletние, 15-25 мм)
- Побеги I порядка (старше 5 лет, больше 25 мм)
- ⇒ Скелетные ветки и стволы
- Стволовая поросль
- Пневая поросль
- Верхняя часть ствола
- Центральная часть ствола
- Комлевая часть ствола
- Корни
- Мелкий валеж, лиственный опад
- Крупный валеж, стволы упавших деревьев

4.3.2 Типы жизненных форм

- ⇒ Древесные породы листопадные
- Древесные породы вечнозеленые
- Древесные породы хвойные
- Кустарники листопадные
- Кустарники вечнозеленые
- Полукустарники
- Лианы
- Юкки
- Бамбук
- Опушня, агава

4.3.3 Классы возраста

- ⇒ I класс - молодые
- ⇒ II, III - средневозрастные
- ⇒ IV, V - приспевающие
- ⇒ VI, VII, VIII, IX - спелые
- ⇒ X, XI - перестойные

4.3.4 Географическое происхождение растений

→ К	- Китай, Корея	СА	- Северная Америка
→ Е	- Европа	ЮА	- Южная Америка
→ Я	- Япония	АС	- Средняя Азия
→ Кр	- Крым	Сб	- Сибирь
→ Кв	- Кавказ	Ср	- Средиземноморье

4.3.5 Категория состояния (баллы)

→ 1	- здоровые растения
→ 2	- слабое усыхание
→ 3	- среднее усыхание
→ 4	- сильное усыхание
→ 5	- погибшие растения

4.3.6 Условия произрастания растений, экотопы

→ A ₁	- сухой бор
→ A _{2-н}	- свежий нагорный бор
→ B ₁	- крайне сухая суборь
→ B ₀	- очень сухая суборь
→ B ₁	- сухая суборь
→ B ₂	- свежая суборь
→ B _{2-н}	- свежая нагорная суборь
→ C ₁	- крайне сухой сугрудок
→ C ₀	- очень сухой сугрудок
→ C ₁	- сухой сугрудок
→ C _{1-н}	- сухой нагорный сугрудок
→ C ₂	- свежая судубрава
→ C _{2-н}	- свежая нагорная судубрава
→ C ₃	- влажная субучина
→ C _{3-н}	- влажная нагорная субучина
→ D ₀	- очень сухая дубрава
→ D ₁	- сухая дубрава
→ D ₂	- свежая дубрава
→ D _{2-н}	- свежая нагорная бучина
→ D ₃	- влажная бучина, груд
→ D _{3-н}	- влажная нагорная бучина
→ D ₄	- сырой груд
→ D ₅	- мокрый груд

В качестве примера показываем, как такие экотопы распределяются по основным ботанико-географическим зонам Крыма (рис. 4-1).

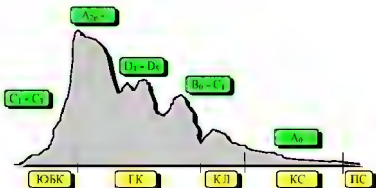


Рис. 4-1. Вертикальный профиль Крымского полуострова с указанием ботанико-географических зон и расположения в них экотопов: ПС - Полынная Степь, КС - Крымская Степь, КЛ - Крымская Лесостепь, ГК - Горный Крым, ЮБК - Южный берег Крыма

Пространственные экологические ниши грибов на древесных растениях мы покажем на примере побегов. Побеги, по сравнению с другими органами, хорошо дифференцируются на ветвления различных порядков, имеют относительно богатый видовой состав грибов и в систематическом отношении достаточно хорошо изучены. На основании анализа микобиоты побегов IV-I порядков у более чем 700 видов древесных растений, произрастающих в Крыму, выделены самые распространенные виды грибов. Это 389 видов или 43 % от количества всех обнаруженных на побегах грибов. Они принадлежат к пяти родам: *Cytospora*, *Camarosporium*, *Phoma*, *Diplodia*, *Phomopsis*. Все они занимают побеги определенного возраста, диаметра. Такой показатель, как интенсивность развития грибов, позволяет довольно точно установить границы экологических ниш. Удобным признаком для контроля при установлении границ экологических ниш является и диаметр побегов. Это стабильный, мало изменяющийся и почти одинаковый для всех растений показатель. Он измеряется в миллиметрах под микроскопом при идентификации гриба. Такая точность необходима, в частности, для установления границ эконош грибов на побегах IV-III порядков.

Для того, чтобы установить границы экологических ниш, произвольно берется от 100 до 300 случаев нахождения грибов определенных родов на побегах различных растений, произрастающих в разных экотопах. Грибы группируются по интенсивности их развития. Высокая степень интенсивности соответствует оптимуму их

экологической ниши. В качестве примера покажем, как установить границу экологической ниши для грибов рода *Diplodia* на древесных растениях, произрастающих в Крыму (табл. 4-1).

Таблица 4-1. Экологическая ниша грибов рода *Diplodia* на древесных растениях

Интенсивность развития, баллы	Количество находок на побегах диаметром, мм										Частота встречаемости	
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	ит.	%	
1												
2	4	7	1	2	1	5	2			22	17,6	
3	6	8	11	12	4	3	2	1	1	48	38,4	
4	6	6	6	8	7	2	2	2	1	40	32,0	
5	1	1	5	2	2	2	1	1		15	12,0	
ИТОГО	17	22	23	24	14	12	7	4	2	125		
%	13,6	18,4	11,2	5,6	1,6	17,6	19,2	9,6	3,2		100	

Экологическая ниша грибов рода *Diplodia* (3)4 - 6(10) мм

Если число находок грибов с интенсивностью развития 4 и 5 баллов составляет от 40 до 50 % и выше, то это свидетельствует о достаточно высокой точности установленных границ экологических ниш при данной выборке. Если эти показатели ниже, необходимо собрать дополнительный материал.

Экологические ниши можно также устанавливать по максимальным (5 баллов) или минимальным (2 балла) значениям интенсивности развития грибов, что будет соответствовать крайним их границам. В обоих случаях частота встречаемости гриба должна находиться в пределах от 10 до 20 %. Таким образом мы предлагаем определять границы экологических ниш грибов, приуроченных к кроне древесных растений.

Мы проверяли правильность установленных нами границ экологических ниш для грибов рода *Diplodia* в специально поставленном опыте с использованием 50 видов древесных растений, относящихся к 5 типам жизненных форм. Грибы рода *Diplodia* здесь были отмечены на 90 % растений. В качестве экологической ниши также выбран диаметр побега, на котором обнаружены грибы этого рода. При установлении амплитуды экологической ниши брались самые крайние границы нахождения этого гриба. На протяжении 24 месяцев в опыте отбирались грибы на самых толстых, средних и тонких частях побегов. В качестве дополнительного параметра для установления оптимума экологической ниши использовали такой показатель, как нахождение телеоморфы. Она всегда фиксировалась на крайних границах экологических ниш своих и

других фитопатогенных грибов, которые в этих местах также формируют телеоморфу. Опыты проводились на побегах, отобранных в зимний и летний периоды, то есть в периоды покоя и вегетации. Достоверность установленных границ экологических ниш подтверждается сходными результатами на 40 видах растений из разных групп. В качестве примера приводим данные по 20 видам растений, относящихся к двум типам жизненных форм (табл. 4-2).

Таблица 4-2. Экологические ниши грибов рода *Diplodia* при отмирании побегов зимой и летом (диаметр побега в мм)

Вид растения	Зима			Лето		
	min	орт	max	min	орт	max
ЛИСТОПАДНЫЕ ДРЕВЕСНЫЕ ПОРОДЫ						
<i>Cercis siliguastrum</i>	2,5	3,0-6,0	9,0	4,0	5,0-7,0	8,0
<i>Ficus carica</i>	3,0	4,0-7,0	9,0	4,5	6,0-8,0	9,5
<i>Fraxinus oxycarpa</i>	3,0	4,0-6,0	6,5	4,6	6,0-8,0	-
<i>Juglans regia</i>	4,0	5,0-6,0	7,5	5,0	6,0-8,0	11,0
<i>Malus spectabilis</i>	1,5	2,0-5,0	6,0	4,0	6,0-7,0	7,5
<i>Pistacia mutica</i>	-	3,0-6,0	10,5	3,0	5,0-7,0	10,0
<i>Platanus acerifolia</i>	-	3,0-4,0	6,5	-	6,0-8,0	-
* <i>Prunus divaricata</i>	-	3,0-4,5	-	3,5	5,0-7,0	12,0
** <i>Prunus divaricata</i>	-	1,5-3,5	-	1,5	5,0-7,0	9,0
<i>Salix babylonica</i>	-	1,5-2,5	5,0	-	3,0-5,0	6,5
Среднее	2,8	2,9-5,1	7,5	3,8	5,3-7,2	9,2
ВЕЧНОЗЕЛЕННЫЕ ДРЕВЕСНЫЕ ПОРОДЫ						
<i>Arbutus andrachne</i>	-	3,5	10,0	5,0	6,0-8,0	9,0
<i>Eriobotrya japonica</i>	-	3,5-8,0	-	-	5,0-6,0	10,0
<i>Ilex agulfolium</i>	-	5,0-7,0	-	-	2,5-6,0	-
<i>Laurocerasus officinalis</i>	3,3-5,0	7,0	5,0	6,0-8,0	9,0	-
<i>Laurus nobilis</i>	2,0	3,0-6,0	9,0	1,5	6,0-7,5	-
<i>Photinia serrulata</i>	-	3,0-6,0	-	-	4,0-10,0	-
<i>Magnolia grandiflora</i>	-	6,0-7,0	-	-	6,0	-
<i>Olea europea</i>	-	1,5-2,5	-	-	-	-
<i>Quercus ilex</i>	-	1,5-3,5	6,0	3,0	5,0-6,0	7,5
<i>Phillyrea latifolia</i>	2,0	3,0-7,0	9,0	4,0	6,0-8,0	-
Среднее	2,0	3,3-5,6	8,2	3,7	5,2-7,3	8,9

* дикорастущий вид, ** культивируемый сорт

При отмирании побегов зимой крайний минимум экологической ниши у большинства растений определен в 2,0-2,8 мм, средний по всем породам - 2,2 мм. Максимальный предел также имеет сходные показатели: 7,5-8,2 мм, в среднем 7,7 мм.

Оптимальная экологическая ниша при зимнем отмирании имеет почти одинаковые показатели по всем испытываемым группам растений. Для листопадных древесных пород это 2,9-5,1 мм, для вечнозеленых древесных пород 3,3-5,6 мм, для хвойных 3,0-6,0 мм, для листопадных кустарников 2,9-4,9 мм, для вечнозеленых кустарников 3,2-4,9 мм, в среднем по всем породам 3,1-5,3 мм. Естественно, что в пределах каждой группы растений эти показатели будут разными и выйдут за пределы средних данных.

При летнем отмирании также сохраняется сходство результатов во всех группах растений, но эти данные заметно отличаются от предыдущих. Происходит сдвиг экологической ниши в сторону увеличения диаметра побега в полтора - два раза. Изменяются значения всех параметров, как минимальных, так и максимальных. Для листопадных древесных пород оптимумом теперь являются побеги диаметром 5,3-7,2 мм, для вечнозеленых древесных пород 5,2-7,3 мм, для хвойных 5,2-7,0 мм, для листопадных кустарников 4,3-6,1 мм, для вечнозеленых кустарников 4,9-6,9 мм. Средние показатели оптимума по всем группам растений 4,9-6,9 мм. То есть, при отмирании побегов летом нижний предел оптимума экологической ниши будет соответствовать верхнему пределу оптимума той же ниши, которая наблюдается при зимнем отмирании. Освободившуюся нишу занимают грибы других родов (рис. 4-2). Расширение экологической ниши у биотрофных грибов при летней обрезке происходит, вероятно, в результате более резких нарушений естественных физиологических процессов, чем при отмирании в зимний период.

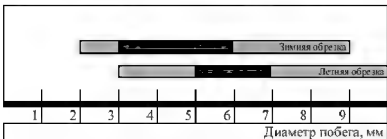


Рис. 4-2. Сдвиг экологических ниш биотрофных грибов рода *Diplodia* в зависимости от времени гибели побега

Таким образом, экологические ниши рассматриваемых нами биотрофных грибов реально существуют в природе, и их можно установить используя предложенный метод.

4.4 Нормальный порядок расположения грибов в эконишах

Установленный ряд грибов из 6 родов в кронах древесных растений является основным, наиболее распространенным особенно среди интродуцированных древесных растений. Однако, могут быть и другие варианты, не отрицающие этого ряда, а дополняющие его. Например, между родами *Diplodia* и *Phomopsis* часто встречаются роды *Microdiplodia*, *Haplosporella*, *Comothyrium* и др. Они иногда заменяют доминантный род *Diplodia* и сами становятся основными.

В кроне древесных растений грибы хорошо фиксируются по порядкам ветвления (рис. 4-3). Порядок расположения грибов в эконишах является неизменным, но границы экониш и видовой состав грибов могут изменяться под воздействием различных факторов. Сколько факторов внешней среды влияет на растение, столько может быть и вариантов расположения в них грибов. Вместо 6 наиболее распространенных родов грибов может быть один, два или три. Это зависит от вида растения, возраста, происхождения и др., о чем будет сказано в специальных разделах.

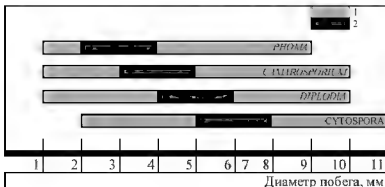


Рис. 4-3. . Экологические ниши важнейших некротрофных грибов на побегах древесных растений: 1 - амплитуда распространения грибов; 2 - оптимум развития грибов

У многих плодовых и культурных растений экологические ниши грибов в кроне широкие. Часто все растение представляет собой одну экологическую нишу, которую занимает один вид гриба. В отличие от аборитенных растений, эту эконишу занимает один из широкоспециализированных симбиотрофных грибов, например *Cytospora leucosperma*.

Все побеги имеют свой возраст, который будет соответствовать возрасту экологической ниши (рис. 4-4).

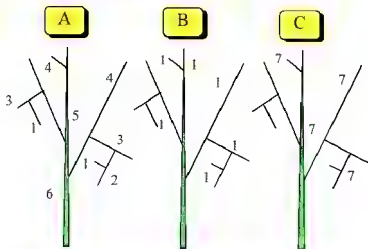


Рис. 4-4. Распространение грибов на древесных растениях различного происхождения: А - интродуценты, В - плодовые, С - аборигенные виды. 1 - *Phoma*, 2 - *Camarosporium*, *Hendersonia*, 3 - *Diplodia*, 4 - *Phomopsis*, 5 - *Cytospora*, 6 - *Aphyllphorales*, 7 - специализированные по видам растений грибы

В этом случае и грибы будут приурочены к определенному возрасту побегов (табл. 4-3).

Таблица 4-3. Распространенность доминантных родов грибов по возрастным экологическим нишам в кронах древесных растений различного происхождения

Экологическая ниша побега	Доминантный род гриба
ИНТРОДУЦЕНТЫ	
до 1 года	<i>Phoma</i>
1 год	<i>Hendersonia</i> , <i>Camarosporium</i>
2-3 года	<i>Sphaeropsis</i> , <i>Diplodia</i>
4-8 лет	<i>Phomopsis</i> , <i>Cytospora</i>
8-15 лет	<i>Cytospora</i> (телеоморфа)
старше 15 лет	<i>Aphyllphorales</i>
ПЛОДОВЫЕ РАСТЕНИЯ	
до 1 года	<i>Phoma</i>

Экологическая ниша побега	Доминантный род гриба
1-15 лет	<i>Cytospora</i> , <i>Phomopsis</i> , <i>Sphaeropsis</i>
АБОРИГЕННЫЕ ВИДЫ	
1-15 лет	Специализированные по видам и родам растений грибы из подотделов <i>Deuteromycotina</i> и <i>Ascomycotina</i>

Ограничительным барьером в распространении некротрофных грибов является возраст побегов 15-18 лет. Соотношение биотрофных видов и сапротрофов микромицетов на побегах разного типа ветвления подтверждает это. Количество биотрофных видов уменьшается от побегов IV порядка к побегам I порядка, а сапротрофов, наоборот, увеличивается (табл. 4-4).

Таблица 4-4. Соотношение биотрофных и ксилотрофных микромицетов на вегетативных побегах древесных растений, %

Экологические ниши грибов	Митоспоровые грибы		Ascomycotina	
	Биотрофы	Ксило-трофы	Биотрофы	Ксило-трофы
Побеги IV порядка	93	7	73	27
Побеги III порядка	92	6	67	33
Побеги II порядка	90	10	59	41
Побеги I порядка	82	18	44	56

Количество видов грибов, образующих телеоморфу, выше на побегах I порядка, чем в других частях кроны. А телеоморфу грибы формируют обычно в критической зоне своего существования.

Визуальный осмотр дерева подтверждает правильность выводов. На стволах растений практически не встречаются некротрофные грибы.

Экологические ниши грибов на побегах обычно очень четко выражены, и границы их соответствуют побегам разного типа ветвления. В других случаях граница экологической ниши может проходить в пределах одного типа ветвления. В этом случае она будет иметь размытые границы, и даже возможно взаимное проникновение соседних грибов на небо льшом промежутке побега.

4.5 Жизненные формы растений как экониши грибов

Экологическими нишами являются и *типы жизненных форм растений*. У деревьев, кустарников, полукустарников, лиан в кроне имеются свои доминантные роды грибов, которые и определяют принадлежность растений к той или иной жизненной форме. Под

доминантными родами грибов мы условно принимаем те, у которых экологической нишей являются побеги I-II порядков. Таких основных родов на растениях насчитывается всего пять: *Phoma*, *Camarosporium*, *Diplodia*, *Phomopsis*, *Cytospora*. Эта картина наиболее типична для древесных интродуцентов: примерно 80 % растений имеют именно такой набор доминантных родов грибов. У аборигенных растений ситуация совершенно иная, рассматриваемые экологические ниши здесь заняты исключительно специализированными видами грибов, характерными для данного вида или рода растения (табл. 4-5).

Таблица 4-5. Индикаторные роды грибов по типам жизненных форм древесных растений (Крым)

Жизненная форма	Доминантный род гриба. Экологическая ниша побега I-II порядка
ИНТРОДУЦИРОВАННЫЕ ДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ	
Древесные лиственные породы	<i>Cytospora</i>
Древесные вечнозеленые породы	<i>Phomopsis</i>
Хвойные породы	<i>Cytospora</i>
Кустарники настоящие	<i>Diplodia</i>
Кустарники с переходным типом к древесной породе	<i>Cytospora</i>
Кустарники, имеющие в роду жизненные формы древесной породы	<i>Cytospora</i>
Полукустарники	<i>Camarosporium</i>
Ливны	<i>Phoma</i> , <i>Diplodia</i>
АБОРИГЕННЫЕ ПОРОДЫ	
Древесные растения	Специализированные грибы подотдела Ascomycotina и митоспоровые грибы
Кустарники, полукустарники, лианы	Специализированные грибы подотдела Ascomycotina и митоспоровые грибы

Однако среди растений всегда есть виды с различной степенью адаптивности. Как среди интродуцентов имеются виды и особи с высшей степенью адаптивности, так и среди аборигенных растений можно найти ослабленные особи, по адаптивности приближающиеся к интродуцентам. Таких растений в насаждениях обычно насчитывается от 10 до 20 %, и они имеют другие доминантные виды, роды грибов. У интродуцированных растений это выражается в преобладании телеоморфы над анаморфой одного из пяти доминантных родов грибов,

или же нахождении в данной стадии специализированных для данного вида растения грибов. Для аборигенных растений это заполнение экологической ниши одним из рассматриваемых родов грибов.

Доминантные роды грибов по основной экологической нише могут различаться в пределах одного рода растения. Это касается и видов растений, относящихся к одной жизненной форме. Такие отклонения от нормы характерны для кустарниковых пород. Если растения одного рода относятся к разным типам жизненных форм (например, *Amgdalus sativus* - древесная порода, *A. nana* - кустарник), у кустарниковых видов доминантным является род гриба, характерный для древесного растения. Аналогичная картина наблюдается и у растений одного вида с чертами переходного типа жизненной формы, например от кустарника к древесной породе (виды *Crataegus*, *Corylus*, *Elaeagnus*, *Rhamnus*). У таких растений в рассматриваемой нами экологической нише доминантным будет род гриба древесного растения, в данном случае это *Cytospora*. Таким же образом происходит смена доминантных родов грибов и у полукустарников, близких по жизненной форме к кустарникам.

Ранее было установлено, что грибы родов *Phoma*, *Camarosporium*, *Diplodia*, *Phomopsis*, *Cytospora* на древесных растениях строго распределяются по побегам I-IV порядков. Такой своеобразный ряд грибов присущ любому древесному растению. Он может быть полным, состоящим из 5-6 родов грибов, или неполным, состоящим из 2-3 родов. Полный ряд характерен для растений, у которых доминантным является род *Cytospora*, неполный — для кустарников, полукустарников, лиан, у которых доминантными родами являются *Diplodia*, *Camarosporium*, *Phoma*. На таких растениях грибы родов *Cytospora*, *Phomopsis* уже не встречаются. Знание этой закономерности позволяет прогнозировать нахождение определенных грибов уже на этапе установления принадлежности растения к той или иной жизненной форме.

4.6 Аномальные экологические ниши

Нормальный порядок распределения грибов в кроне древесных растений иногда нарушается. Как правило, формирование грибов начинается не с периферии кроны, а с середины побега, ствола. Это происходит по ряду причин. На древесных растениях выделяется четыре наиболее распространенных типа таких "отклонений" в формировании грибов (рис. 4-5).

Первый тип (А) возникает в результате нарушения естественных физиологических процессов, происходящих в самом растении. При мутовчатом расположении побегов часто бывает так, что не все побеги являются равноценными. Одни из них, как правило, нормально развиты, другие могут несколько отставать в росте, а третьи быть вообще недоразвитыми. При внезапном отмирании растения именно эти неразвитые побеги являются самым слабым местом в кроне. Развитие

грибов начинается на этих побегах, затем переходит на мутовку и ствол. Это могут быть как биотрофные, так и сапротрофные виды грибов

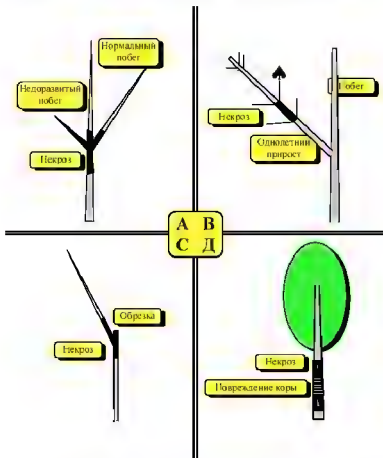


Рис. 4-5. Основные типы (А, В, С, Д) формирования "аномальных" экологических ниш грибов на древесных растениях

Второй тип (В) отклонения от нормального порядка наблюдается на годичных приростах, чаще однолетних. В течение вегетационного периода на приростах некоторых видов растений (*Acer negundo*) появляется несколько мутовок листьев. Развитие листьев происходит в

разное время года. Расстояние между мутовками листьев соответствует весеннему, летнему, осеннему приростам побега, и он отличается разной степенью адаптивности. При быстрой гибели кроны (обломы, обрезка, повреждение морозом) формирование грибов в первую очередь наблюдается на менее адаптированных участках годичного побега.

Третий тип (С) является одним из распространенных, особенно в городских насаждениях, на плодовых растениях, розах. Он связан с формированием кроны, частой обрезкой побегов. В результате нарушения техники обрезки и сроков, места обрезок могут стать открытой раной на растении. Это происходит, когда не замазываются краской места обрезок. Через эти раны происходит сильное испарение влаги, побег начинает отмирать, и на нем формируются грибы. Если повреждается центральный ствол, отмирают и боковые побеги.

Четвертый тип (D) нарушения нормального порядка формирования грибов наблюдается при сильных повреждениях коры на стволах древесных растений. Они могут быть нанесены как человеком, так и животными. Этот тип нарушения наблюдается обычно на молодых растениях, подросте, в питомниках. При сплошном объедании коры молодые растения погибают в тот же год. Формирование грибов происходит в местах повреждения коры, вверх и вниз по стволу.

Мы рассмотрели основные аномальные типы формирования грибов на стволах и побегах древесных растений. На других органах и частях растений также имеются свои аномальные ниши, которые предстоит еще установить.

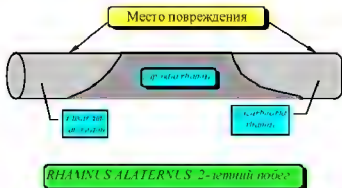


Рис. 4-6. Развитие разных видов грибов в экологической нише гриба *Diplodia rhamni* при повреждении 2-летних побегов *Rhamnus alaternus*

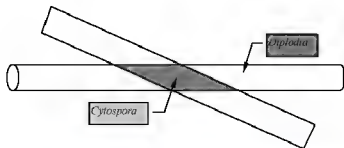


Рис. 4-7. Развитие грибов рода *Cytospora* в конишах грибов *Diplodia* при затенении побегов

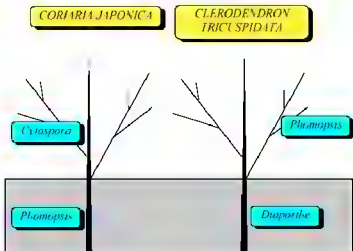


Рис. 4-8. На молодых растениях в зоне затенения и на освещенных местах формируются разные виды грибов или разные стадии одного гриба

Гораздо реже аномальные экологические ниши можно наблюдать: в результате механических повреждений отдельных частей побега (*рис. 4-6*), в результате затенения побега (*рис. 4-7*), на молодых растениях, которые подвержены воздействию внешней среды (*рис. 4-8*).

В природе существуют и другие варианты появления аномальных экологических ниш, которые необходимо устанавливать и классифицировать по вызывающим их причинам.

5. Закон сукцессионных изменений

5.1 Сукцессии грибов на побегах

При изучении видового состава грибов в экологических нишах замечено, что кроме специализированных к этим нишам грибов здесь встречаются и другие. Это могут быть как близкие в систематическом отношении виды, так и относящиеся к разным таксономическим группам и даже классам грибы. Такие факты, на первый взгляд, противоречат основному закону биологии — закону экологических ниш. Однако, при более глубоком изучении этого вопроса мы убеждаемся в том, что противоречия здесь нет. Мы имеем дело с сукцессиями грибов, которые наблюдаются в экологических нишах во времени.

Разложение растительных остатков это многолетний процесс, протекающий с участием различных микроорганизмов. Грибы в этом процессе играют ведущую роль, особенно на начальном этапе. По мере разложения древесины одни группы грибов вытесняются другими, что подтверждают многие исследователи (*Частухин, 1965, Молчанов, 1947, Гарины Кративина, 1969, Оганова, 1954, Meredith, 1960, Hudson, 1968, Butcher, 1969*). Различают три стадии этого процесса: первая осуществляется сумчатыми и несовершенными грибами, вторая — базидиальными дереворазрушающими грибами, главным образом трутовиками, третья протекает под влиянием подстильных сапротрофов. Процесс смены грибов происходит очень медленно, отдельные стадии разложения древесины могут длиться годами и даже десятилетиями. Поэтому возникновение сукцессий вообще и, в частности, на отдельных органах, в конкретных экологических нишах остается до сих пор неизученным. Известны лишь единичные работы по этой проблеме (*Tomovic, Karadzic, 1988, Chapela, 1989, Chapela Boddy, 1988*).

Мы провели специальное изучение сукцессий на побегах III-IV порядков. В качестве объектов для исследования мы выбрали 50 видов древесных растений, относящихся к пяти типам жизненных форм: листопадные, вечнозеленые, хвойные деревья, листопадные и вечнозеленые кустарники. В каждой группе было по 10 видов наиболее распространенных древесных пород. Образцы отбирались на одних и тех же древесных растениях в периоды покоя (январь) и вегетации (июль). На каждом растении отбирали по 10 побегов одинаковой длины (40-50 см) и одинакового диаметра. Отбирали только здоровые, вегетирующие побеги, и исключали из опыта усохшие или с другими повреждениями ветки. Все образцы содержались на территории арборетума Никитского ботанического сада (Ялта) в одинаковых условиях, без укрытия, затенения, защиты. Наблюдения проводились на протяжении двух лет. Ежемесячно, в одно и то же время производили осмотр всех образцов. При этом отмечали количество побегов с грибом, распространение его по побегу, стадии его развития, диаметр побега, на

котором обнаружен гриб. Взятие образцов в одно и то же время позволило использовать некоторые климатические показатели для возможного прогноза появления грибов. В течение 18 месяцев отбор образцов производится ежемесячно, затем через два месяца. Контрольные образцы некоторых видов растений были тщательно промыты спиртом и помещены в изоляторы из газовой сетки.

В течение 24 месяцев на побегах растений, отобранных в зимний период, было выявлено от 4 до 6 видов микромицетов. Количество их зависело от жизненной формы растения: больше грибов было отмечено у листопадных древесных растений, меньше у хвойных. Количество грибов по видам растений в каждой группе также различалось. Существенной разницы между количеством видов грибов, выявленных зимой и летом, не отмечается, хотя зимой у некоторых групп растений их встречается на один-два вида больше. Выявленные грибы относятся к двум экологическим группам - некротрофам, которые мы относим к фитопатогенным грибам, и облигатным сапротрофам, участвующим в разложении древесины. Они принадлежат к подотделам *Ascomycotina*, *Basidiomycotina* и группа митоспоровых грибов.

Всего на побегах 50 видов древесных растений выявлено 32 вида некротрофных грибов из группы митоспоровых грибов (64,5 %) и подотдела *Ascomycotina* (35,5 %). Все они являются специализированными по родам и видам исследуемых растений. Доминируют в группе дейтеромицетов грибы порядка *Sphaeropsidales* (54,8 %), представленные 17 родами. Грибы рода *Diplodia* встречаются на 90 % растений, *Cytospora* - на 60 %, *Phomopsis* 22 %, *Phoma* 20 %. Грибы порядка *Melanconiales* представлены тремя родами, самыми распространенными из которых является *Pestalotia* (5 %).

Сумчатых биотрофных грибов насчитывается 12 видов, они относятся к девяти семействам различных порядков (35,5 %). В трех семействах грибов - *Valsaceae*, *Diaporthaceae*, *Nectriaceae* - насчитывается по два вида, в остальных по одному. Грибы родов *Valsa* и *Diaporthe* встречаются на 18 % растений, *Ootha* - на 20 %.

На побегах исследуемых растений отмечен 31 вид сапротрофных грибов, из них 93 % являются микромицетами из группы митоспоровых (34,4 %), подотдела *Ascomycotina* (58,6 %), остальные 7 % относятся к подотделу *Basidiomycotina*. Среди сумчатых грибов доминируют *Rugenomyces* (67 %), грибы порядка *Heloniales* (23 %) и один представитель семейства *Pseudosphaeriaceae*. Общее количество родов в этой группе 17. Доминируют представители семейств *Diatrypaceae* (21 %), в опыте род *Diatrypella* встречается на 24 % растений.

Дереворазрушающие грибы из группы митоспоровых насчитывают 10 видов (34 %), они относятся к трем порядкам: *Melanconiales* (4 вида), *Sphaeropsidales* (3), *Moniliales* (3). Доминируют грибы родов *Tubercularia* (на 18 % растений), *Coleophoma* (26 %), *Fusarium* (14 %).

Грибы подотдела Basidiomycotina представлены семейством Stereaceae, в которое входят роды *Pemophora*, *Lopharia*. Грибы в опыте встречаются на единичных растениях, полное вызревание плодового тела происходит через 18 месяцев и отмечено только в грибов рода *Lopharia*.

На всех листопадных древесных породах, погибших зимой и летом, отмечены грибы из группы митоспоровых (100 %). Доминируют грибы порядка Sphaeropsidales, в котором выделяются роды *Diplodia* (100 % в обоих вариантах опыта) и *Cytospora* (90 и 80 %). В трех родах этого класса - *Diplodia*, *Cytospora*, *Phomopsis* - встречается и телеоморфа.

На древесных вечнозеленых породах доминируют грибы из группы митоспоровых с преобладанием того же порядка, что и в предыдущей группе растений. Грибы рода *Diplodia* встречаются при отмирании побегов зимой и летом (100 и 90 %), *Cytospora* - реже, чем в предыдущей группе (60 и 50 %).

На хвойных древесных породах грибы из группы митоспоровых и подотдела Ascomycotina распределились, примерно, поровну. При отмирании побегов летом телеоморфа встречается в два раза чаще, чем при их отмирании зимой. В двух видов грибов из родов *Eutrybliella* и *Cenangium* известны только сумчатые стадии.

В листопадных кустарниках также доминируют митоспоровые грибы, среди которых выделяются роды *Diplodia* (80 и 90 %) и *Cytospora* (50 и 60 %). Как и у предыдущих растений, эти роды грибов имеют телеоморфу, которая встречается гораздо реже, чем анаморфа.

Митоспоровые грибы доминируют также на вечнозеленых кустарниках. Главными здесь являются роды *Diplodia* (90 и 100 %), *Phoma* (50 и 40 %), *Cytospora* (20 и 40 %). Грибы рода *Cytospora* на указанных 10 видах растений не образуют телеоморфы, у *Diplodia* и *Phomopsis* она встречается.

Таким образом, при зимнем отмирании побегов во всех группах растений доминирующие грибы располагаются в следующем порядке: *Diplodia* 90 %, *Cytospora* 60 %, *Phomopsis* 22 %, *Phoma* 20 %, *Camarosporium* 10 %, при летней: *Diplodia* 88 %, *Cytospora* 68 %, *Phoma* 18 %, *Phomopsis* 8 %. В остальных грибов частота встречаемости меньше 10%. Все доминирующие биотрофные виды грибов относятся к группе митоспоровых грибов, порядку Sphaeropsidales.

Выявленные ксилотрофные грибы при отмирании побегов зимой располагаются в следующем порядке: *Coleophoma* 26 %, *Tubercularia* 18 %, *Fusarium* 14 %; при их отмирании летом: *Coleophoma* 26 %, *Diatrypella* 24 %. По группам растений распределение грибов выглядит следующим образом. В древесных листопадных породах при зимней обрезке доминируют грибы рода *Tubercularia* 30 %, при летней *Coleophoma* 50 %, *Diatrype* 30 %. У вечнозеленых древесных пород зимой доминируют грибы *Coleophoma* 60 %, летом не отмечено грибов доминантов.

На хвойных породах при зимнем отмирании побегов чаще встречаются грибы рода *Nectria* 40 %, при летней *Coleophoma* 30 %, у листопадных кустарников зимой *Coleophoma* 30 %, летом *Diatrypella* 40 %. И, наконец, у вечнозеленых кустарников зимой чаще встречается *Fusarium* 50 %, летом *Diatrypella* 40 %. Таким образом, при отмирании побегов зимой, на них через 24 месяца преобладают грибы из порядков *Moniliales* и *Sphaeropsidales*. При летнем отмирании на побегах обнаруживаются почти в равных пропорциях грибы порядков *Sphaeropsidales* и *Pyrenomycetes*.

Большее количество видов некротрофных грибов при зимнем отмирании по сравнению с летним выявлено у листопадных и вечнозеленых древесных пород, в остальных группах растений существенных различий не отмечено.

В среднем по всем группам растений число видов некротрофных грибов при зимнем отмирании побегов больше, чем при летнем, соотношение это имеет вид 2,6:2,3. О лучшем вызревании плодовых тел биотрофных грибов при зимнем отмирании побегов упоминается и в работах других исследователей (*Balay, Sprung Monney 1990*).

У многих некротрофных грибов при отмирании побегов как зимой, так и летом отмечена телеоморфа. В листопадных древесных пород 14 % видов грибов имеют телеоморфу при зимнем отмирании, 33 % при летнем; у вечнозеленых древесных пород, соответственно, 32 и 42 %, у хвойных 43 и 61 %, у кустарников листопадных 26 и 25 %, у кустарников вечнозеленых 12 и 20 %. Таким образом, при отмирании побегов зимой телеоморфа встречается в два - три раза чаще у вечнозеленых растений, чем у других; летом она встречается на всех растениях, но чаще на хвойных и вечнозеленых древесных породах. В целом же по всем группам растений частота образования телеоморфы гораздо выше при летнем отмирании побегов (42 %), чем при зимнем (29 %).

Нами установлены средневзвешенные сроки появления грибов при отмирании побегов с привязкой к стадиям сукцессий (*табл. 5-1*).

Самое раннее появление грибов при зимнем отмирании побегов зафиксировано через 3,8 месяцев (листопадные кустарники), самое позднее через 8,6 (хвойные породы). При летнем отмирании первыми (через 3,5 месяцев) появляются грибы у вечнозеленых кустарников, последними (через 6,3 месяца) — у хвойных пород.

Сроки появления грибов по стадиям сукцессий в рассматриваемых групп растений не совпадают, у всех растений они разные. Аналогичный опыт с образцами бука и осины был проведен в Северной Америке (*Chapela, Boddy 1988, Chapela, 1989*). Появление первых специализированных грибов при наблюдении естественного режима высыхания побега было отмечено через 25 недель или 6 месяцев. При нарушении этого процесса наблюдаюсь невызревание биотрофных

грибов или появлялись грибы, относящиеся к следующим стадиям сукцессии.

Таблица 5-1. Средневзвешенные показатели начала стадий сукцессий грибов после отмирания побегов (в месяцах)

Жизненная форма растения	Время отмирания побегов	Стадии сукцессий							
		1	2	3	4	5	6	7	8
Древесные листопадные породы	зима	7,2	9,6	12,8	13,6	14,5	15,3	20,0	23,0
	лето	3,8	5,6	8,5	13,8	15,7	21,1	23,0	24,0
Древесные вечнозеленые породы	зима	6,8	8,6	11,4	14,5	17,3	18,0	23,0	
	лето	5,1	8,5	14,2	14,6	21,8	23,0	23,0	23,0
Древесные хвойные породы	зима	8,6	13,1	14,7	15,6	19,0			
	лето	6,3	10,0	11,4	14,3	20,0	23,0		
Кустарники листопадные	зима	3,8	8,6	15,1	20,1	23,0	23,0	23,0	24,0
	лето	6,4	8,9	13,7	17,0	17,0	18,0	20,0	20,0
Кустарники вечнозеленые	зима	7,3	10,0	11,0	13,8	14,0	15,7	20,5	
	лето	3,5	8,0	8,0	8,6	23,0	23,0		

По принятой нами методике, по которой появление грибов фиксировалось ежемесячно на протяжении двух лет с момента гибели побегов, нами выделено от пяти до восьми вариантов стадий сукцессий. Самое большее их число насчитывается у листопадных древесных и кустарниковых пород (8), самое малое — у хвойных и вечнозеленых кустарников (5-6). Все это касается абсолютных количественных показателей. Если рассматривать качественную сторону этого процесса, в котором индикаторами стадий служат определенные группы грибов, можно выделить четыре варианта сукцессионных рядов (рис. 5-1).

Варианты сукцес- сионных рядов	Стадии сукцессий			
	I	II	III	IV
1	Анаморфа	Телесморфа	Деревора зрушающий микромикет	Деревора зрушающий базидиальный гриб
2	Телесморфа	Деревора зрушающий микромикет	Дереворазрушающий базидиальный гриб	
3	Деревора зрушающий микромикет	Деревора зрушающий базидиальный гриб		
4	Дереворазрушающий базидиальный гриб			

**Рис. 5-1. Варианты сукцессионных рядов грибов
в экологических нишах**

Первый наблюдается в естественных и искусственных ценозах при условии гибели растений в зимний период. Здесь строго соблюдается последовательность заполнения экологической ниши биотрофными грибами, развитие которых происходит в стадии анаморфы. Этот период может длиться от 5 до 15 месяцев. Наблюдается у большинства интродуцированных листопадных древесных и кустарниковых пород.

Второй вариант сукцессионного ряда характерен для растений на границах их естественных ареалов или в крайне неблагоприятных условиях произрастания и у погибших в конце периода покоя или в начале вегетации. Биотрофные грибы представлены телесморфами, которые формируются через 20-23 месяца после отмирания побега. Дереворазрушающие грибы занимают 75 % сукцессионного ряда. Характерен для многих хвойных аборигенных и интродуцированных пород из родов *Pinus*, *Juniperus*, *Cupressus*, *Platycladus*, а также для большинства листопадных и вечнозеленых аборигенных древесных и кустарниковых пород.

Третий вариант свойствен растениям, погибшим в период активной вегетации в крайне сухих местообитаниях или поврежденным огнем. В этом случае из-за быстрого высыхания побега биотрофные грибы не успевают полностью сформироваться. Они погибают в начальной стадии созревания, и экологическая ниша полностью заполняется ксилотрофными микромикетами в стадии анаморфы или телесморфы. Появление базидиальных дереворазрушающих грибов

происходит не ранее, чем через 23 месяца. Характерен для хвойных интродуцированных растений из родов *Sequoia*, *Sequoiadendron*, *Metasequoia*, *Taxodium*, *Cryptomeria*, *Torreja*, *Taxus*, а также для лиственных интродуцентов, для которых местные условия представляют зону дискомфорта: *Ginkgo*, *Exochorda*, *Lagerstroemia*, *Acca*, *Aucuba*, *Paulownia*.

Четвертый вариант сукцессионного ряда наблюдается только на побегах, лишенных коры, время гибели растения здесь существенной роли не играет. В экологической нише возможно развитие только базидиальных дереворазрушающих грибов из семейств *Telephogaceae*, *Stereaceae*, *Corticaceae*, которые появляются в разные сроки, но не раньше чем через 3 месяца после отмирания побега. Этот вариант сукцессионного ряда распространен на кустарниковых растениях с губчатой структурой побега. К ним относятся виды из родов *Lonicera*, *Weigela*, *Deutzia*, *Buddleja*, *Chimonanthus*, *Eucomya*, *Jasminum*, *Sambucus*, *Staphylea* и др.

В каждом варианте сукцессионных рядов грибов могут быть свои модификации. По разным причинам могут выпадать разные, кроме первой, стадии сукцессии. Например, в первом варианте сукцессионного ряда может не образоваться телеоморфа, после телеоморфы не появляются дереворазрушающие микромицеты; после анаморфы не формируются ни телеоморфа, ни дереворазрушающие микромицеты, а происходит сразу развитие базидиальных дереворазрушающих грибов и т.д. Аналогичные процессы могут наблюдаться во втором и третьем вариантах сукцессионных рядов. По нашим прогнозам, на побегах можно насчитать от 10 до 15 различных вариантов сукцессионных рядов. Необходимо отметить, что порядок появления грибов, с учетом "выпадающей" стадии, всегда остается неизменным у всех растений, что является законом природы.

Другим важным законом, относящимся к сукцессиям, является закон смены грибами стадий сукцессии. Он выражается в незаполняемости экологической ниши никакими другими грибами на протяжении всего цикла развития гриба, определяющего вариант или стадию сукцессии. Появление грибов следующей стадии сукцессии происходит при полном вызревании и 100 %-ном выходе конидий из пикнид, а также при условии естественного разрушения не менее 70-80 % плодовых тел грибов. Если это телеоморфа - при 100 %-ном вызревании спор в сумках и выходе спор не менее чем у 50 % плодовых тел. Эта закономерность нами была установлена на фиксированных образцах во всех 100 вариантах опыта. Очень редко мы наблюдали незначительные отклонения от этого правила, например, когда происходила задержка в развитии грибов и споры не вызревали из-за быстрого высыхания побега. Гриб погибал на стадии формирования плодового тела, и экологическую нишу мог занять дереворазрушающий грибок.

Появление грибов в экологических нишах побегов, зависит от скорости высыхания побегов. Морфологическая структура растения такова, что чем старше побег, тем он толще, тем больший объем древесины он занимает. Естественно, при гибели растения в первую очередь отмирают побеги текущего прироста и однолетние. На них и формируется первая "волна" грибов, к которым относятся представители родов *Phoma*, *Hendersonia*, *Camptosporium*, *Diplodia*. По мере высыхания побега, соответственно, происходит и развитие грибов. Грибы появляются сначала на самых тонких частях побегов и постепенно переходят на более толстые части. Поэтому часто в экологической нише можно наблюдать развитие одного гриба на разных его стадиях (рис. 5-2).

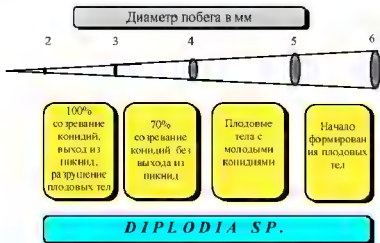


Рис. 5-2. Различные стадии развития одного вида гриба в зависимости от диаметра побега

Скорость высыхания побегов у древесных растений очень медленная, о чем свидетельствуют сроки появления грибов. По нашим наблюдениям, так называемое "полное" высыхание побега (экониши) диаметром от 3 до 8 мм в среднем продолжается 10-12 месяцев. У растений, относящихся к различным типам жизненных форм, этот период разный (табл. 5-2).

Самый длительный период высыхания побега, 15,3 месяца, наблюдается у листопадных древесных пород, самый короткий, 10,3 месяца, отмечен у вечнозеленых кустарников. Эти данные касаются

побегов диаметром от 3 до 8 мм. Как мы уже отмечали, процесс высыхания происходит постепенно, начиная с самых тонких побегов.

Таблица 5-2. Средние показатели сроков появления и продолжительности развития биотрофных микромицетов на растениях различных типов жизненных форм, в месяцах (Крым, Украина)

Жизненная форма растений	Начало формирования плодовых тел грибов после отмирания		Продолжительность периода развития грибов	
	зима	лето	зима	лето
Древесные листопадные породы	7,2	4,3	15,2	13,2
Древесные вечнозеленые породы	7,7	5,5	13,5	11,9
Хвойные породы	10,6	7,5	11,5	9,7
Кустарники листопадные	8,1	3,8	12,4	12,8
Кустарники вечнозеленые	8,9	6,0	10,3	10,1
Среднее	8,5	5,4	12,6	11,5

Средняя скорость высыхания каждого следующего участка побега диаметром 1 мм составляет 2-3 месяца. Полный же цикл развития пикнидиальных грибов из родов *Phoma*, *Camarosporium*, *Diplodia*, *Cytospora* осуществляется за 1-2 месяца. Экологическая ниша — побег определенного типа ветвления всегда имеет разный диаметр у основания и на конце. Поэтому мы и можем наблюдать в экологической нише развитие индикаторного гриба на протяжении длительного периода и фиксировать его на разных стадиях развития. Чем толще диаметр побега, тем позже появятся на нем грибы.

На рисунке 5-3 показан наиболее распространенный тип формирования грибов у многих древесных растений. Первые грибы появляются по периферии кроны и приурочены к симлептическим побегам и побегам IV порядка. Обычно это виды из родов *Phoma*, *Camarosporium*, *Hendersonia*, *Diplodia*. Через один-два года после отмирания растения процесс образования грибов наблюдается на побегах II-III порядков. Индикаторными видами здесь являются грибы из родов *Cytospora*, *Phomopsis* в стадии анаморфы. На побегах I порядка и

скелетных ветках формирование грибов происходит чаще в стадии телеоморфы (*Valsa*, *Leucostoma*, *Diaporthe*) и наблюдается через 2-3 года

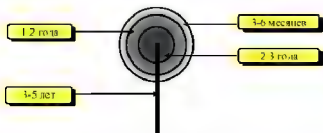


Рис. 5-3. Сроки появления грибов в кроне древесного растения после его отмирания

после отмирания. В эти же сроки здесь может происходить развитие дереворазрушающих грибов, как микромицетов, так и базидиальных. Основное количество специализированных дереворазрушающих грибов начинает появляться на стволах растений только через 3-5 лет после гибели растения. Возможны и другие сроки появления грибов, которые будут связаны с особенностями вида растения и причинами, вызвавшими его гибель. Однако, последовательность формирования микобиоты всегда будет соблюдаться. Возможно отклонение от этого правила лишь в случаях повреждения растения огнем во время пожаров.

Появление грибов в кроне растения в различные сроки, связанное с разной скоростью высыхания побега, позволяет объяснить причину круглогодичного улавливания спор с помощью споролушечек. Оно связано с постепенным отмиранием побегов и, соответственно, развитием грибов сначала на тонких, затем на толстых частях побегов. Поэтому в кроне растения на протяжении всего года будут побеги с полностью сформировавшимися плодовыми телами грибов и вызревшими спорами.

5.2 Сукцессии грибов на пожарищах

Растения, поврежденные огнем во время пожаров, представляют собой исключительно интересный в микологическом отношении материал. Повреждение огнем ассимилирующих органов: листьев, хвои вызывает гибель растения. Под воздействием сильного жара происходит высыхание сразу всего растения, а не постепенно, как при естественном отмирании. В связи с этим развитие грибов наблюдается сразу по всему

растению, независимо от типа ветвления или части кроны. Скорость образования плодовых тел грибов и их развитие зависит от степени воздействия огня на растение. Оно может быть сильным, средним и слабым. При сильном воздействии огня кора обугливается, уничтожается перидерма (рис. 5-4). В этом случае (а) формирования плодовых тел микромицетов из родов *Camarosporium*, *Diplodia*, *Cytospora* и других не происходит вообще. Вероятно, перидерма является экологической нишей этих биотрофных грибов. Среднее повреждение огнем растения или его органов (б) фиксируется по почерневшей коре, которая сохранила еще свою структуру. На таких побегах возможно развитие биотрофных грибов. Если пожар произошел в летний период, побеги продолжают подвергаться иссушающему воздействию, поэтому плодовые тела грибов не успевают полностью сформироваться. Биотрофный гриб погибает на стадии образования плодовых тел и впоследствии разрушается гиперпаразитами. Идентификация грибов на таких стадиях не представляет особых трудностей. Появление первых грибов фиксируется на побегах через 2-3 месяца после пожара. Этот срок почти соответствует срокам начала сукцессий при естественном летнем отмирании побегов.

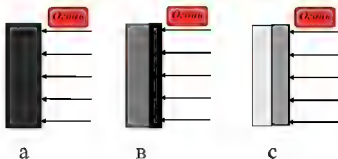


Рис. 5-4. Формирование плодовых тел грибов на побегах с различной степенью повреждения огнем: а – сильное, плодовые тела грибов не образуются; б – среднее, плодовые тела формируются, но не вызревают; в – слабое, процесс развития грибов не нарушается

При слабом повреждении растения огнем (с) прежде всего полностью разрушаются ассимилирующие органы, кора при этом остается нетронутой, цвет ее не меняется. Плодовые тела грибов в большом количестве появляются на отмерших побегах. Процесс развития грибов не нарушается, через 1-2 месяца после созревания спор наб подается массовый их выход сразу по всему растению. Существенное отличие растений, погибших от других причин, заключается в том, что

процессе спорообразования в кроне наблюдается у них на протяжении одного-двух лет.

Для растений, поврежденных огнем, характерными признаками являются: массовое появление плодовых тел грибов по экологическим нишам, доминирование одного вида гриба по всей кроне, нахождение грибов в несвойственных им нишах. Последний случай нуждается в более подробном объяснении. При изучении сукцессий на пожарищах нам приходилось находить грибы рода *Diplodia* на стволах 20-30-летних древесных растений (рис. 5-5). Естественной же экологической нишей грибов этого рода являются двух-трехлетние побеги. Грибы встречались на отдельных участках ствола и только на стороне, поврежденной огнем. Если гриб расширяет свою экологическую нишу в естественных условиях, он никогда не встречается участками, а распространяется по всей кроне равномерно. В таких случаях все растение представляет собой одну сплошную экологическую нишу, занимаемую одним видом гриба. В зависимости от степени поврежденности перидермы (коры) гриб фиксируется на разных стадиях своего развития. Мы не проводили специальных исследований, но было замечено, что растение может выдерживать сильное тепловое воздействие в течение относительно длительного времени, 20-30 минут, без ущерба для жизни симбиотрофного гриба. Об этом свидетельствует массовое появление грибов на пожарищах. В данном случае, на 20-летних стволах были выявлены грибы из рода *Diplodia*. Мы располагаем свидетельствами о нахождении в этой нише грибов из родов *Cytospora*, *Phomopsis*, *Camarosporium*.

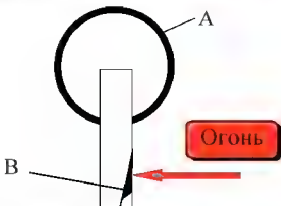


Рис. 5-5. Аномальное развитие грибов рода *Diplodia* на стволах древесных растений, поврежденных огнем: А - естественная экологическая ниша грибов рода *Diplodia*, В - аномальная.

5.3 Продолжительность сукцессий

На скорость развития биотрофных грибов влияют абиотические факторы, в частности, температура воздуха. Даже кратковременное повышение дневных температур в зимний период при низких среднесуточных данных способствует развитию грибов. Это неоднократно отмечалось в опытах. Для прогнозирования появления биотрофных грибов мы предлагаем использовать один из важнейших динамических показателей СПТ — сумму положительных температур. Появление основных некротрофных грибов на побегах было зарегистрировано при достижении СПТ 1181°C при зимней обрезке и 1986°C при летней. В первом случае СПТ была набрана за шесть месяцев, во втором — за три. По родам грибов эти данные были следующие: при зимней обрезке амплитуда СПТ для видов рода *Diplodia* составляет 1811-5400°C, оптимум 1811-3256°C; при летней обрезке, соответственно, 1986-4627°C и 1986-2633°C. Для видов рода *Cytospora* амплитуда будет 1811-5070°C и 1986-6044°C, четко определенного оптимума не наблюдается. Гелесоморфа грибов рода *Othia* (анаморфа *Diplodia*) не формируется, пока не наберется СПТ около 9000°C при зимней обрезке и 7000°C при летней. Для остальных биотрофных грибов пока не представляется возможным установить оптимальные СПТ.

Дереворазрушающие грибы появляются через один-два месяца после биотрофных, и сумма температур, необходимая для их формирования, будет составлять 3256-6438°C при зимней обрезке и 2795-7459°C при летней. Оптимум СПТ установлен лишь для одного ксилотрофного микромицета, зарегистрированного при летней обрезке: это гриб *Diatrypella verruciformis*, СПТ 7200-7500°C.

Цикл развития распространенных биотрофных грибов из родов *Diplodia*, *Cytospora*, *Sphaeropsis*, *Phomopsis*, который начинается с закладки плодового тела и заканчивается выходом спор, составляет в среднем один месяц весной-осенью, и до двух-трех месяцев зимой. При летней обрезке из-за быстрого высыхания побега наблюдается неполное (не более 10-20 %) вызревание плодовых тел. Развитие грибов начинается сначала на тонких частях побега или в местах обрезок и повреждений коры, через которые происходит быстрое испарение влаги, затем постепенно переходит на более толстые части побегов. Продолжительность стадий сукцессий грибов на побегах древесных растений различна (табл. 5-3).

Самые длительные — первая и последняя стадии. Первая связана с развитием микромицета в стадии анаморфы. Этот процесс продолжается до года по мере высыхания побега. Причем, при гибели побегов зимой он на один месяц длиннее, чем при отмирании летом. У разных видов растений или групп растений продолжительность первой стадии

Таблица 5-3. Продолжительность стадий сукцессии грибов на побегах древесных растений (в месяцах)

Стадия сукцессии	Начало формирования грибов после отмирания	
	зимой	летом
I	12,6	11,5
II	1,9	6,1
III	1,5	5,4
IV	около 5-10 лет*	

* По литературным данным

сукцессии неодинаковая. Самая длительная 15,3 месяца - наблюдается у древесных листопадных растений, самая короткая - 10,3 месяца у вечнозеленых кустарников. Окончание первой стадии сукцессии фиксируется по вызревшим конидиям и массовому их выходу из пикнид.

Вторая стадия сукцессии характеризуется образованием телеоморфы у грибов, развивающихся сначала в конидиальной стадии. Их не следует путать с вариантами стадий, когда гриб развивается сразу из телеоморфы. В данном примере приводятся сведения о продолжительности сукцессий грибов по первому, наиболее распространенному варианту сукцессий. Эта стадия сукцессии наблюдается на побегах, погибших преимущественно в зимний период. Телеоморфа закладывается в стромах анаморфы (*Cytospora*) или плодовые тела формируются в одной экологической нише вместе с анаморфой (*Phomopsis*, *Diplodia*). Продолжительность развития гриба в стадии телеоморфы и, естественно, продолжительность сукцессии, фиксируется по полностью вызревшим спорам в сумках. При отмирании побегов зимой период развития телеоморфы такой же, как и у анаморфы, и длится один - два месяца. За это время более 80 % плодовых тел гриба в стадии телеоморфы успевают созреть. При гибели побегов в летний период развитие телеоморфы наблюдается на протяжении 6 месяцев. Это связано с быстрым высыханием побега и развитием гриба в несколько этапов. Задержка естественных процессов развития неблагоприятно отражается на жизнеспособности гриба. Полностью вызревают споры у 30-50 % плодовых тел, в остальных случаях гриб погибает на разных стадиях своего развития.

Третья стадия сукцессии фиксируется по появлению в экологических нишах ксилотрофных микромикетов из группы митоспоровых грибов и подотдела Ascomycotina. Преимущественно это грибы из родов *Coleophoma*, *Cytosporina*, *Tubercularia*, *Fusarium*, *Diatrype*, *Diatrypella*, *Rossellinia*, *Melanomma* и др. Развитие грибов этой группы происходит только после завершения цикла развития грибов

первой и второй стадий сукцессий. Раньше этого срока ксилотрофные грибы не появляются. Иногда у грибов по разным причинам не образуется телеоморфа, и вторая стадия сукцессии таким образом выпадает. После прекращения развития гриба в стадии анаморфы в экологической нише происходит развитие ксилотрофных микромицетов. Тогда третья стадия может следовать сразу за первой. Продолжительность третьей стадии сукцессии составляет от 2 до 6 месяцев. Это зависит от сроков гибели растения. При летнем отмирании срок созревания грибов удлиняется, при зимнем он короткий. Ксилотрофные микромицеты в стадии анаморфы лучше развиваются на побегах, отмерших в зимний период, телеоморфа встречается чаще на побегах, отмерших в период активной вегетации.

Четвертая стадия сукцессии регистрируется по появлению в экологических нишах базидиальных ксилотрофных грибов из семейств Corticiaceae, Telephoraceae, Stereaceae. Эта стадия сукцессии на побегах многих древесных растений начинается через 2 года после их отмирания. Следует отметить, что начало этой стадии в указанные сроки наблюдались лишь у 10 из 50 видов, использованных в опыте. Интенсивность развития базидиальных ксилотрофов невысокая. Грибы заполняют экологическую нишу не целиком, а лишь небольшими участками. Большую конкуренцию грибам этой группы на побегах IV порядка составляют насекомые-древоточцы. Через два года после отмирания побегов они появляются уже в массовом количестве. Продолжительность этой стадии сукцессии мы не могли установить. По литературным данным (Степанова, Мухин, 1979), разложение веточного опада ксилотрофными базидиальными грибами продолжается от 5 до 10 лет.

Мы не изучали сукцессии грибов на листьях и стволах древесных растений, поэтому приводим данные других исследователей. Так листья *Quercus robur* полностью разлагаются за 3-4 года. В зоне лесотундры разложение листьев мезофитов протекает в течение одного года, стеблей — в течение 2-3 лет. В Зауралье, например, листья кустарничков превращаются в порошистую массу за 5-6 лет. В Архангельской области (Россия) древесина *Pinus sylvestris* диаметром 16 см превращается в труху через 15 лет, диаметром 20-24 см — через 40-50 лет (Молчанов, 1947). Древесина порубочных остатков лиственных пород в таскиной зоне полностью теряет механическую прочность через 5-7 лет, хвойных — через 11-13 лет. По другим данным, продолжительность разрушения древесины трутовыми грибами составляет до 10 лет.

Мередиث (Meredith 1960) выделяет три стадии в процессе разложения древесины и приводит сукцессионный ряд грибов: I стадия - *Petromphora*, II стадия - *Hypholoma*, III стадия - *Tricholoma*.

Батчер (Butcher 1968) приводит следующую сукцессию грибов: грибы-синевы - плесневые грибы - базидиомицеты.

Манжено (*Mangenot cum po Hudson, 1968*) изучал разложение стволов лиственных пород и выделил в этом процессе 7 стадий: I - *Phellinus*; II - *Coryne, Beauveria, Cladosporium*; III - *Melanomma, Hypoxylon, Ceratocystus, Melanconium, Alternaria*; IV - *Mortierella*; V - *Leptoporus, Corticium, Crepidotus*; VI - *Mollisia, Exidia, Dacryomyces*; VII - *Arachnopeziza, Phialophora*. Сведений о продолжительности этих стадий сукцессий авторы не приводят.

Естественно, что четыре стадии сукцессии грибов на побегах — это минимальное количество стадий, которые исследователь может наблюдать на протяжении 2 лет.

5.4 Нормальные и аномальные сукцессионные ряды

Кроме четырех наиболее распространенных сукцессионных рядов грибов на побегах древесных растений в природе существует и множество других вариантов. В частности, это связано в “выпадением” отдельных стадий сукцессий. Например, когда после периода развития гриба в стадии анаморфы в экологической нише не формируется телеоморфа, а сразу происходит развитие дереворазрушающих микромицетов или базидиальных ксилотрофных грибов. На *рисунке 5-6* показываем такие варианты, которые мы наблюдали на побегах III-IV порядков у *Malus spectabilis*.

Прежде всего обращает на себя внимание порядок расположения грибов по экологическим нишам. В данном случае это пример классической схемы, когда образуется весь ряд грибов, в котором каждый вид (род) занимает свою экологическую нишу. Дифференциация побегов по экологическим нишам сильнее выражена у растений, погибших в зимний период. На таких побегах формируется большее количество видов грибов, чем при отмирании их летом. Это относится не только к рассматриваемому примеру, такую тенденцию мы наблюдали у многих растений. На побегах, отмерших зимой, довольно часто выпадает вторая стадия сукцессии, когда не образуется телеоморфа. Противоположная картина наблюдается при отмирании побегов летом, здесь нахождение гриба в стадии телеоморфы обычное явление. Примерно у 50 % всех грибов, развивающихся сначала в стадии анаморфы, была выявлена и телеоморфа. При сравнении видового состава ксилотрофных микромицетов видно, что он различный на побегах, отмерших зимой и летом. Данный пример лишь подтверждает сказанное выше.

Мы рассмотрели случай, когда “выпадает” II стадия сукцессии. У некоторых растений, произрастающих в аридных условиях, у *Lonicera, Weigela, Deutzia, Eucotia* вследствие быстрого высыхания побегов, часто не формируется ни I, ни II, ни III стадии сукцессии. На побегах таких растений мы можем наблюдать только IV стадию сукцессии, когда

Диаметр побега, мм	Порядок ветви- тели	Стадии сукцессии			
		I	II	III	IV
ЗИМА					
3		<i>Henderonia mali</i>	*****	<i>Tubercularia vulgaris</i>	*****
4	IV	<i>Diplodia malorum</i>	*****	<i>Tubercularia vulgaris</i>	*****
5		<i>Sphaeopsis malorum</i>	*****	<i>Diatrypella verruciformis</i>	*****
6		<i>Phomopsis mali</i>	*****	<i>Diatrypella verruciformis</i>	*****
7	III	<i>Cytospora schutzeri</i>	*****	<i>Cytosporina sp.</i>	*****
8					
ЛЕТО					
3	IV	<i>Diplodia malorum</i>	<i>Othia sp.</i>	<i>Coleophoma enpetri</i>	*****
4		<i>Sphaeropsis malorum</i>	*****	<i>Coleophoma enpetri</i>	*****
5		<i>Cytospora schutzeri</i>	<i>Valsa malicola</i>	<i>Diatrype stigma</i>	*****
6	III				
7					
6					

Рис. 5-6. Сукцессионные ряды грибов на побегах III-IV порядков у *Malus spectabilis*. Срок наблюдений - 2 года (Крым). ***** - выпадение стадий

доминантными являются виды из родов *Peniophora*, *Corticium*. Такой тип формирования сукцессионного ряда распространен и среди хвойных растений, в частности, у представителей семейства *Cupressaceae*.

У некоторых хвойных из родов *Juniperus*, *Platycladus* вследствие высокой плотности древесины, побег после отмирания высыхает неравномерно. Из-за этого в одной экологической нише можно наблюдать различные варианты сукцессионного ряда. Например, на побегах IV порядка *Juniperus excelsa* в оптимальных условиях существования вида индикатором экологической ниши является биотрофный гриб *Eutrybliella sabina*. Формирование плодовых тел и вызревание спор протекает без осложнений. В неблагоприятных местообитаниях на побегах этого растения наблюдаются следующие варианты развития грибов: а) специализированный гриб *E. sabina* образует плодовые тела, сумки и споры не вызревают; б) гриб *E. sabina* погибает на стадии формирования плодовых тел, и экологическую нишу занимает гриб *Camarosporium picastrum*, то есть вид, эволюционно приуроченный к этой возрастной экологической нише у всех древесных растений.

Иногда в одной экологической нише, занятой одним видом гриба, встречаются отдельные участки, на которых происходит развитие другого вида. Как правило, это вид в систематическом отношении близкий к доминантному. Явление это редкое и наблюдается вокруг спящих почек или в местах прикрепления симлептических побегов (рис. 5-7).

Развитие грибов в экологических нишах и формирование сукцессионных рядов зависит от того, находится ли отмерший побег в кроне растения или лежит на земле. В первом случае по всей окружности побега равномерно формируются плодовые тела индикаторного вида гриба. Практически не наблюдается различий во времени появления и созревания гриба на более освещенной и затененной сторонах побега.

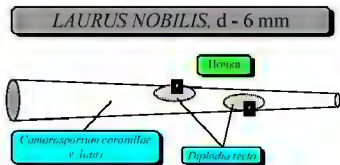


Рис. 5-7. Развитие разных видов грибов в одной экологической нише в зависимости от морфологических особенностей побега

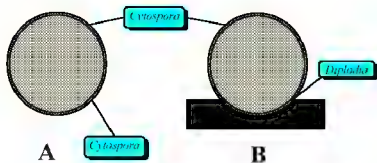


Рис. 5-8. Формирование микобиоты на побегах в кроне растения (А) и лежащих на земле (В)

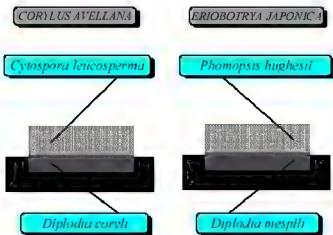


Рис. 5-9. Примеры формирования микрофлоры на побегах древесных растений, имеющих контакт с землей

Тенденция к быстрому развитию гриба отмечается на освещенной стороне, которая подвергается более интенсивному иссушающему воздействию. На побегах, лежащих на земле, часто наблюдается следующая картина (рис. 5-8). На верхней части побега происходит развитие грибов рода *Cytospora*, на нижней грибов рода *Diplodia*. Причем, в нижней части побега, которая соприкасается с землей, появляется грибок, который не соответствует этой экологической нише. Сроки появления грибов на верхней и нижней стороне побега обычно совпадают. Покажем примеры таких микосингузий (рис. 5-9). Развитие разных видов грибов на одном побеге, в одной нише связано, вероятно, с разной влажностью перидермы: верхняя сторона суше, чем нижняя.

Таким образом, зная сукцессионные изменения, происходящие в экологических нишах, можно рассчитать минимальное количество видов грибов, которые можно найти на побегах в течение двух лет после их отмирания. Это специализированный к экологической нише и виду растения грибок в стадии анаморфы; его телеоморфа; дереворазрушающие микромиксы из подотдела *Ascomycotina* и группы митоспоровых грибов; ксилотрофные базидиальные грибы. На границах экологических ниш могут быть найдены грибы, которые определяют соседнюю экологическую нишу. Всего насчитывается от 6 до 8 видов грибов. Это относится как к интродуцированным, так и к аборигенным растениям.

6. Закон географического викаризма

Викарные виды — это систематически близкие, биологически сходные виды, замещающие друг друга географически и имеющие соприкасающиеся ареалы или встречающиеся в пределах одного ареала но в разных экологических условиях. Понятие это широко распространено в ботанике, но практически неизвестно в микологии. В научной литературе нет прямого упоминания о том, что в мире грибов существует такое явление как викарные виды, географический викаризм. Зато широко используется такой термин, как “географическое видообразование” у грибов. Этой проблемой длительное время занималась Г.М.Хохрякова (1978, 1980). Она рассматривала такое явление как процесс формирования вида по мере его распространения от центра видообразования до территорий, где дивергенция достигает степени, обуславливающий образование новых видов. По сути дела, это и есть викаризм.

6.1 Викаризм по зонам ареала растений

С явлением викаризма, викарными видами сталкиваются все, кто изучает микобиоту интродуцированных растений. Вместе с интродуцентами вносятся и виды грибов, которые существенно отличаются от видов, распространенных на аборигенных растениях. Некоторые авторы (Гуцевич, 1963) даже ввели новый термин “иноземные” виды грибов. Причем, каждый вид растения несет свой набор иноземных грибов. Было также замечено, что в зависимости от географического происхождения интродуцированных растений изменяются видовой состав грибов и интенсивность их развития. Причем, эти различия могут быть существенными и наблюдаться на уровне родов, семейств и даже порядков грибов. На растениях, произрастающих в сходных географических условиях, отмечается больше общих видов грибов, чем на растениях из контрастных ареалов (Головкин, 1988; Маслаков, 1987; Boyce, 1954; Salisbury, 1952, 1961; Sutton, 1980).

Виды грибов, которые сформировались на растениях в новых условиях, обычно отсутствуют на их родине или встречаются крайне редко. Например, на многих представителях семейства Cupressaceae в Крыму широко распространен биотрофный гриб *Entyblidiella sabina*, который на родине этих растений, в частности, в Северной Америке, не встречается. Или же, наоборот, в США на многих растениях семейства Rosaceae рак побегов вызывает гриб *Botryosphaeria dothidea*, который в Крыму не отмечен (Brown, Hendrix, 1981; Wene, Schoeneweijs, 1980). Эти факты не вписываются ни в одну из устоявшихся в микологии теорий формирования микобиоты у растений. Кратко напомним их. I Микобиота интродуцированных растений формируется путем перехода

на них грибов местных растений. 2. Микобиота формируется путем переноса воздушными потоками спор грибов из крупных лесных массивов. 3. Перенос спор происходит водным, морским путем с помощью течений. 4. Микобиота интродуцентов формируется путем заноса спор грибов на поверхность культивируемых растений. В дальнейшем мы покажем, что все эти "основные пути формирования микобиоты у растений" в принципе не являются основными, а некоторые взгляды и вовсе оказываются ошибочными. Пока же ограничимся только констатацией факта смены видов грибов на растениях при перенесении их в новые места. Это относится ко всем, без исключения, растениям и является природной закономерностью.

Анализ микобиоты древесных растений, произрастающих в Крыму, показывает, что 65 % всех грибов привнесено с интродуцентами. В систематическом отношении 77 % видов относятся к подотделу *Deuteromycotina*, 19 % к *Ascomycotina* и 4 % к *Basidiomycotina*. Самое большое количество привнесенных грибов приходится на порядок *Sphaeropsidales*, почти все виды этого порядка являются биотрофами. В группе сумчатых грибов 58 % приходится на биотрофные виды и 42 % относятся к ксизотрофам. И только в подотделе *Basidiomycotina* наблюдается самое высокое сходство грибов на интродуцированных и аборигенных растениях.

Виды грибов, которые выявлены только на интродуцированных растениях и отсутствуют на местных, являются викарными.

Основными центрами происхождения викарных видов грибов являются географические районы, не имеющие существенных почвенных, климатических, ботанических различий с местами культивирования растений. Для Крыма эта картина выглядит следующим образом (табл. 6-1).

По Г.Н. Зайцеву (1983), ареал вида состоит из концентрических окружностей. Центр занимает зона оптимума, за ней следуют зоны адаптации и интродукции. За пределами последней лежит зона дискомфорта, тогда как первые две зоны в совокупности образуют зону комфорта, которая соответствует современному ареалу растения. Ареал биотрофных грибов лежит внутри ареалов питающих растений (Ячевский 1933, Шварцман 1965, Наумов 1972). Схема формирования викарных видов грибов за пределами ареалов растений происходит следующим образом (рис. 6-1).

В пределах естественного ареала каждого вида растения всегда имеются доминантные грибы, определяющие таксономическую их принадлежность (Н.И. Вавилов, 1926, 1927). Например, таксономическим

Таблица 6-1. Центры происхождения викарных видов грибов на древесных растениях в Крыму

Географическое происхождение растений	Выявлено викарных видов			Всего	
	Митоспоровые грибы	Ascomycetes	Basidiomycetes	к-во	%
Китай, Корея	162	38	4	204	23,8
Средиземноморье	138	40	9	187	21,9
Европа	84	27	10	121	14,1
Северная Америка	94	14	1	109	12,7
Средняя Азия	51	16	7	74	8,6
Япония	48	12	1	61	7,1
Кавказ	41	6	1	48	5,6
Северная Африка	25	6	1	32	3,8
Южная Америка	14	6	-	20	2,4
Итого	657	165	34	856	-
%	76,8	19,2	4,0	-	100

признаком рода *Pinus* в зоне оптимума ареала рода является некротрофный гриб *Cenangium abietis* (+). На границах ареала наряду с доминирующим единично встречаются виды, близкие к нему по систематическому положению. Причем, на северных и южных границах они разные, в данном случае это *Scleroderris lagerbergii* (z) и *Coccophacidiium pinii* (.). В меридиональном направлении эти различия менее выражены. При переносе растений в зону интродукции доминантные виды исчезают полностью, или их численность существенно снижается, тогда как другие грибы, которые встречались единично на границах ареала, становятся доминантными. В данном случае, при переносе растений рода *Pinus* из естественного ареала на север в массовом количестве появляется гриб *Scleroderris pinii*, способный вызывать эпифитотию в лесных культурах. Например, в Главном ботаническом саду АИР России (Москва) интродуцированные виды осен сильно страдают от склеродериевого рака (Синадский, Грознова, 1986, Синадский, 1987). При переносе растения в южном направлении доминантным видом будет *Coccophacidiium pinii*. Эта закономерность достаточно четко прослеживается при анализе многочисленных публикаций (Прохоров, 1974, и др.), и подтверждается нашими наблюдениями в Крыму за популяциями *Pinus pallasiana*, *Pinus stankewiczii*, *Pinus sylvestris*.

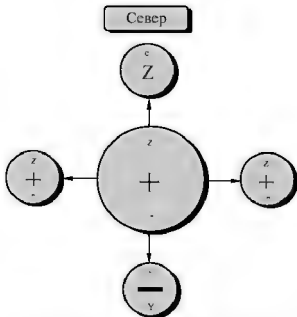


Рис. 6-1. Гипотетическая схема формирования викарных видов грибов за пределами ареала растений

Аналогичные процессы наблюдаются и на растениях, произрастающих в различных экотопах. Наиболее четко смена грибов по экологическим нишам отмечена на растениях в контрастных экотопах. В качестве примера мы показываем такую смену грибов в конкретных экологических нишах на 15 видах древесных интродуцентов. Эти растения не различаются ни по возрасту, ни по состоянию, а только по условиям произрастания (табл. 6-2).

Обращает на себя внимание смена видового состава грибов в экологических нишах у многих растений. При переносе растений из Южного в Степной Крым, узкоспециализированные виды грибов замещаются широкоспециализированными, анаморфа сменяется телеоморфой. Это относится не только к культивируемым растениям, но наблюдается и на аборигенных видах, произрастающих в разных экотопах естественного арсала. На примере шести видов растений, произрастающих в разных ботанико-географических зонах Крыма видим, что здесь наблюдаются те же изменения, что и у интродуцентов (табл. 6-3). То есть, происхождение растений здесь не играет никакой роли, географический викаризм проявляется одинаково как на аборигенных, так и на интродуцированных видах.

Таблица 6-2. Смена грибов в экологических нишах на интродуцентах, произрастающих в различных экотопах Крыма

Вид растения	Побег порядка	Степной Крым	Южный Крым
<i>Acer platanoides</i>	IV	<i>Cytospora leucosperma</i>	<i>Phoma protracta</i>
<i>Aesculus hippocastanum</i>	III	<i>Diplodia aesculi</i>	<i>Fusicoccum aesculi</i>
	I	<i>Valsa ambiens</i>	<i>Phomopsis coneglanensis</i>
<i>Catalpa ovata</i>	III	<i>Microdiplodia catalpae</i>	<i>Hysterographium fraxini</i>
<i>Celtis occidentalis</i>	II	<i>Steganosporium compactum</i>	<i>Phomopsis sp.</i>
<i>Juglans regia</i>	III	<i>Tubercularia vulgaris</i>	<i>Diplodia juglandis</i>
<i>Juniperus chinensis</i>	II	<i>Diplodia thujae</i>	<i>Eutrybliella sabina</i>
<i>Kerria japonica</i>	IV	<i>Camarosporium sp.</i>	<i>Phoma sp.</i>
<i>Laburnum anagyroides</i>	II	<i>Cucurbitaria laburni</i>	<i>Camarosporium laburni</i>
<i>Ligustrum vulgare</i>	I	<i>Valsa cypri</i>	<i>Cytospora pruinosa</i>
<i>Pinus sylvestris</i>	II	<i>Cytospora kunzei</i>	<i>Coccophacidium pini</i>
<i>Platycladus orientalis</i>	II	<i>Cytospora pinastri</i>	<i>Eutrybliella sabina</i>
<i>Syringa vulgaris</i>	III	<i>Microdiplodia syringae</i>	<i>Hysterographium fraxini</i>
<i>Tamarix tetrandra</i>	I	<i>Phoma tamarisci</i>	<i>Cytospora leucosperma</i>

Знание этой закономерности имеет и практическое применение. Это относится к поиску конкретных видов грибов на растении в зоне его ареала. Если ареал растения захватывает несколько экотопов, то в каждом из них должны быть свои доминантные или индикаторные виды грибов. И действительно, анализируя микобиоту 5 видов аборигенных растений Крыма, произрастающих в нескольких экотопах, видим, что в каждом экотопе на растении имеются свои индикаторные виды грибов (табл. 6-4). Они встречаются только в определенном экотопе, или могут быть доминантными наряду с другими видами (рис. 6-2). В благоприятных для растения условиях специализированные виды грибов встречаются чаще, чем на границах ареала (рис. 6-3).

Таблица 6-3. Смена грибов в экологических нишах на аборигенных растениях Крыма, произрастающих в естественном ценозе

Вид растения	Порядок побегов	Ботанико-географическая зона	
		Крымская Степь	Южный берег Крыма
<i>Berberis vulgaris</i>	I	<i>Diaporthe detrusa</i>	<i>Cucurbitaria berberidis</i>
<i>Ephedra distachia</i>	IV	<i>Valsa ceratosperma</i>	<i>Phoma ephedricola</i>
<i>Jasminum fruticans</i>	I	<i>Massaria vomitaria</i>	<i>Cytospora pruinosa</i>
<i>Prunus spinosa</i>	лист	<i>Podosphaera tridactyla</i>	<i>Polystigmata rubrum</i>
<i>Rosa canina</i>	I	<i>Valsa ambiens</i>	<i>Cytospora leucosperma</i>
<i>Sambucus nigra</i>	III	<i>Phomopsis ebulina</i>	<i>Diplodia sambucina</i>

Смена видов грибов в экологических нишах при перемещении растений в широтном направлении прослеживается обычно очень хорошо. При интродукции растений в меридиональном направлении эта смена грибов менее выражена, здесь различия заметны на уровне развития различных стадий гриба. В этом случае он бывает представлен только телеоморфой того вида гриба, который в более комфортных для растения условиях (зона оптимума, адаптации) развивается исключительно в стадии анаморфы. Например, на многих видах *Cupressus* в Северной Америке, Средиземноморье доминирует биотрофный гриб *Seiridium cardinale*. Экологической нишей этого гриба являются побеги I-IV порядка. В Крыму этот гриб на видах *Cupressus* и других представителях семейства Cupressaceae встречается только в стадии телеоморфы *Eutryblidella sabina*, в стадии анаморфы он не выявлен.

Таблица 6-4. Грибы - доминанты на растениях в различных экотопах естественного ареала (Крым)

Вид растений	Экотопы ареала	Грибы - доминанты в экологических нишах
<i>Acer campestre</i>	C ₀	<i>Cytospora leucosperma</i>
	C ₁	<i>Massaria inguinans</i>
	C ₂	<i>Eutypa acharii</i>

Вид растения	Экотопы ареала	Грибы - доминанты в экологических нишах
	C ₃	<i>Phellinus torulosus</i>
	D ₁	<i>Cerrena unicolor</i>
	D ₂	<i>Funaria gallica</i>
<i>Corpinus betulus</i>	C ₀	<i>Stilbospora angustata</i>
	C ₁	<i>Phyllactinia guttata</i>
	C ₂	<i>Gloeoporus dichrous</i>
	C ₃	<i>Stereum hirsutum</i>
	D ₁	<i>Ustulina vulgaris</i>
	D ₂	<i>Fomes fomentarius</i>
	D ₃	<i>Daedaleopsis confragosa</i>
	D ₄	<i>Phellinus igniarius</i>
<i>Cerasus avium</i>	C ₀	<i>Podosphaera tridactyla</i>
	D ₂	<i>Laetiporus sulphureus</i>
	D ₃	<i>Fomes fomentarius</i>
<i>Corylus avellana</i>	C ₁	<i>Phyllactinia guttata</i>
	C ₂	<i>Cryptodiaporthe pyrrocystis</i>
	C ₃	<i>Hypoxyton fragyforme</i>
	D ₁	<i>Vullemima comedens</i>
	D ₂	<i>Phellinus igniarius</i>
	D ₃	<i>Fomes fomentarius</i>
<i>Populus tremula</i>	B ₂	<i>Inonotus rheades</i>
	C ₂	<i>Phellinus tremula</i>
	D ₂	<i>Pleurotus ostreatus</i>
	D ₃	<i>Melampsora tremula</i>



Рис. 6.2. Экологической пищей ксилотрофного макромицета *Oudemanniella muscida* являются влажные буковые леса (Горный Крым)



Рис. 6-3. . Специализированный трутовый гриб первой группы *Coriolellus campestris* является индикатором оптимальных условий роста *Quercus petraea* в зоне естественного ареала

Преобладание телеоморфы над анаморфой на границах ареалов растений относится не только к узкоспециализированным, но и к широкоспециализированным видам грибов. В литературе на этот счет имеются убедительные примеры. Так в Японии рак яблони вызывает гриб *Valsa ceratosperma* (Abe, Yadokura, Shimazu, 1983, Fujita, Sudiki, Matsumaka, Tanaka 1981, Fujita, Sudiki, Aizu, Tanaka 1984, Koganezawa, Sakuma 1982, Sakuma, Tamura 1983), эпифитотийное усыхание персика в Западной Европе и Канаде вызывает гриб *Leucostoma persea* (Borecki, 1983, Dhanvantari 1982, Schutz, Schwidle, 1983).

Развитие гриба в стадии телеоморфы означает, что растение-хозяин находится в неблагоприятных для него условиях или же адаптационные свойства организма невысокие.

Мы рассмотрели так называемую классическую схему формирования викарных видов грибов за пределами естественного ареала. Она приемлема практически для всех изучаемых нами интродуцированных растений. Однако, мы не исключаем того, что у каждого вида растения имеются свои особенности формирования микобиоты, поэтому каждый аномальный случай всегда необходимо тщательно анализировать.

6.2 Викаризм в кроне растения

Крона растения представляет собой систему адаптационных зон, аналогичных зонам ареала в популяции вида. Она сформировалась вследствие дифференциации побегов как одного из способов приспособления растения к условиям внешней среды. На растении всегда имеются свои зоны "оптимума", "адаптации", "интродукции", "дискомфорта" (рис. 6-4). Каждая зона имеет свое пространственное расположение в кроне и фиксируется определенными видами грибов. Зона "дискомфорта" располагается по периферии кроны, включает сидиепические побеги и побеги IV порядка, диагностируется грибами из родов *Phoma*, *Hendersonia*, *Camarosporium*. Зона "интродукции" включает побеги II-III порядков и представлена грибами из родов *Diplodia*, *Sphaeropsis*. Зона "адаптации" отнесена нами к побегам I порядка, здесь индикаторными родами грибов являются *Cytospora*, *Phomopsis*. Зона "оптимума" включает скелетные ветки и ствольную часть растения. Некротрофные грибы в этой экологической нише отсутствуют, индикаторными являются ксилотрофные виды из порядка *Aphyllphorales*.

Доминантные виды (роды) грибов на растении в разных зонах ареала точно соответствуют расположению их в кроне интродуцированного растения. Таким образом, растение представляет собой как бы микросистему ареала вида, в которой наблюдаются все процессы, которые происходят в зонах естественного ареала.

На каждом конкретном растении викарными будут те виды грибов, которые занимают чужие адаптационные зоны.

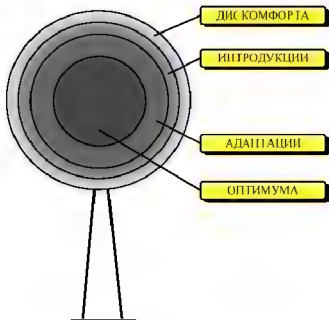


Рис. 6-4. Адаптационные зоны в кроне древесного растения-интродуцента

В онтогенезе растение проходит последовательно все адаптационные зоны, которые мы наблюдаем на взрослых особях. Молодые растения в возрасте до 5 лет — это типичная зона дискомфорта вида (рис. 6-5). Они отличаются низкой устойчивостью к абиотическим факторам, слабо выраженной дифференциацией кроны. Доминантными на растении являются грибы, соответствующие их возрасту, в данном случае — возрасту побегов.

На растении в возрасте от 5 до 10 лет можно выделить уже две адаптационные зоны — дискомфорта и интродукции, которые занимают примерно равное положение. Самая четкая дифференциация кроны на адаптационные зоны наблюдается у растений в возрасте 20-30 лет. Растение в этом возрасте уже устойчиво к абиотическим факторам, экологические ниши грибов четко обозначены. Увеличивается доля скелетных веток и побегов II-III порядка, зона дискомфорта существенно уменьшается. Интродуцент в возрасте 30-40 лет наиболее полно адаптирован к новым условиям благодаря расширению зон адаптации и оптимума. Соответственно изменяется видовой состав грибов: увеличивается доля узкоспециализированных видов.

В зависимости от соотношения адаптационных зон на разных этапах онтогенеза выкарными будут те виды грибов, численность которых выше предлагаемых нами значений.

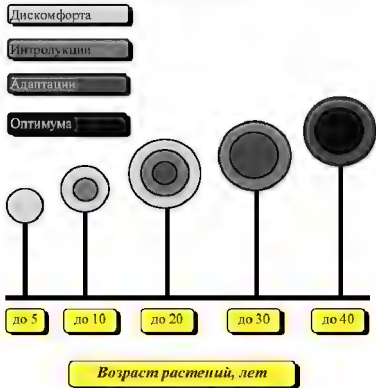


Рис. 6-5. Адаптация древесных растений в онтогенезе

6.3 Викаризм в экологических нишах

Ранее мы установили, что грибы определенного рода занимают соответствующие им экологические ниши на растениях. На примере вегетативных побегов мы убедились в том, что расположение грибов в кроне растений строго упорядочено, а определенные роды грибов являются индикаторами адаптационных зон на растениях. Однако в природе довольно часто наблюдаются случаи, когда в экологической нише вдруг появляется “чужой” гриб. Притом это может быть как близкий в систематическом отношении вид, так и вид из другого семейства или порядка. Например, в экологической нише, которую на

древесных растениях занимают грибы рода *Cytospora* (побеги I порядка) иногда встречаются грибы из родов *Phomopsis*, *Diplodia*, *Camarosporium*, которые в природных условиях развиваются только в других экологических нишах, в частности, на побегах III-IV порядков. Или же эту экологическую нишу могут заполнить сапротрофные микромицеты из порядка *Momphales*. Случаи таких "отклонений" мы наблюдали на растениях с нарушенными физиологическими функциями, с механическими повреждениями, находящимися под действием неблагоприятных климатических факторов, имеющими аномальный характер. Такое явление отмечается на всех побегах. Причем, замечено, что родовое разнообразие грибов в каждой экологической нише разное. Самое большое выявлено на побегах I порядка – шесть: *Cytospora*, *Phomopsis*, *Sphaeropsis*, *Diplodia*, *Camarosporium*, *Hendersonia*. На побегах II порядка максимальное количество выявленных родов составило четыре: *Sphaeropsis*, *Diplodia*, *Camarosporium*, *Hendersonia*; на побегах III порядка – три: *Diplodia*, *Camarosporium*, *Hendersonia*; на побегах IV порядка – два: *Camarosporium*, *Hendersonia*. Мы составили схему вероятных находок грибов по экологическим нишам, которая имеет следующий вид (рис. 6-6).

Индикаторный род гриба на побегах I порядка	Прогноз нахождения родов грибов и последовательность их размещения в ряду
<i>Cytospora</i>	<i>Sphaeropsis</i> ⇌ <i>Diplodia</i> ⇌ <i>Phomopsis</i> ⇌ <i>Hendersonia</i> ⇌ <i>Camarosporium</i>
<i>Sphaeropsis</i>	<i>Diplodia</i> ⇌ <i>Phomopsis</i> ⇌ <i>Hendersonia</i> ⇌ <i>Camarosporium</i>
<i>Diplodia</i>	<i>Phomopsis</i> ⇌ <i>Hendersonia</i> ⇌ <i>Camarosporium</i>
<i>Phomopsis</i>	<i>Hendersonia</i> ⇌ <i>Camarosporium</i>
<i>Hendersonia</i>	<i>Camarosporium</i>
<i>Camarosporium</i>	Грибы семейства <i>Momphales</i>

Рис. 6-6. Родовые ряды грибов в экологических нишах на побегах древесных растений

Мы получили, таким образом, своеобразные ряды родов грибов, которые наблюдаются в конкретных экологических нишах - на побегах древесных растений. Эти ряды грибов встречаются на всех растениях независимо от их происхождения. Это природная закономерность, которая позволяет нам с высокой вероятностью прогнозировать нахождение на растении грибов определенных родов. Например, если в кроне растения доминируют грибы рода *Cytospora*, то вероятность нахождения грибов из родов *Phomopsis*, *Sphaeropsis*, *Diplodia*, *Camarosporium*, *Hendersonia* очень высока. Если посмотреть любой

катают грибов, где на растении есть грибы рода *Cytospora*, то вместе с ней всегда присутствуют и перечисленные рядом роды грибов. А если в кроне растения доминантным будет род *Samarosporium*, то нахождение грибов других родов, в частности, *Diplodia* *Phomopsis* *Cytospora* маловероятно, что подтверждается многочисленными примерами.

Викарными в этом случае будут все виды, принадлежащие к недоминантным родам грибов в экологических нишах.

Кроме *родовых рядов* грибов, в экологических нишах существуют еще и *видовые ряды*. Давно известно, что на одних и тех же видах растений может встречаться несколько видов грибов одного рода. Одновременно на одном растении можно выявить 2-3, реже 4 вида грибов одного рода. Нахождение разных видов одного рода на одном растении характерно для многих грибов из разных систематических групп, в том числе и для рассматриваемых нами видов на побегах древесных растений. Это явление в научной литературе фиксируется довольно часто, однако конкретного разъяснения ему нет. На это имеются свои объективные причины. В частности, идентификация видов из многих родов пикнициальных грибов крайне затруднена. Исключение составляют только виды рода *Cytospora*, которые хорошо диагностируются как по морфологическим признакам, так и по специализации к растениям-хозяевам. У грибов этого рода хорошо выражена специализация по родам и семействам растений: например, *Cytospora pruinosa* распространена на растениях семейства Oleaceae; *C. pinastri* на Pinaceae; *C. schulzeri* на Rosaceae. И имеются виды, у которых круг питающих растений достаточно широк: так *C. leucosperma* выявлена нами в Крыму на 100 видах древесных растений.

В оптимальных для растения условиях на нем наблюдается развитие только специализированных к данному роду или семейству видов грибов. Обычно на растении доминирует один вид гриба определенного рода. Новые условия не всегда являются благоприятными для нормального развития многих древесных интродуцентов. В зависимости от географического происхождения такие растения имеют разную степень адаптивности. На них будут встречаться и разные виды грибов, которые принадлежат к одному роду. На более адаптированных организмах отмечаются грибы, у которых круг питающих растений узкий, он находится в пределах родов и семейств растений или биологических групп. Например, на плодовых косточковых растениях доминирует *Cytospora rubescens*, на семечковых *C. schulzeri*. Чем ниже адаптация растения, тем больше вероятность нахождения на нем грибов-полифагов или видов с широким кругом питающих растений.

Аналогичная картина наблюдается и в кроне одного растения, о чем было сказано выше. Вследствие разной адаптации побегов видовой состав грибов одного рода на таких побегах может быть также разным. На более адаптированных частях кроны, как и у более адаптированных растений, наблюдается развитие узкоспециализированных видов грибов.

На одно-двухлетних побегах чаще встречаются грибы с широким кругом питающих растений. Таким образом, в пределах кроны одного растения можно выявить разные виды грибов одного рода. Гомологичность этого явления присуща всем родам грибов и может быть выражена следующим образом (рис. 6-7).

Доминирующий вид в экологической нише	Прогноз нахождения видов грибов
<i>Uromyces</i> - 1	<i>Uromyces</i> - 2, <i>Uromyces</i> - 3, <i>Uromyces</i> - 4.
<i>Uromyces</i> - 2	<i>Uromyces</i> - 3, <i>Uromyces</i> - 4.
<i>Uromyces</i> - 3	<i>Uromyces</i> - 4.
<i>Uromyces</i> - 4	*****
<i>Phomopsis</i> - 1	<i>Phomopsis</i> - 2, <i>Phomopsis</i> - 3, <i>Phomopsis</i> - 4.
<i>Phomopsis</i> - 2	<i>Phomopsis</i> - 3, <i>Phomopsis</i> - 4.
<i>Phomopsis</i> - 3	<i>Phomopsis</i> - 4.
<i>Phomopsis</i> - 4	*****
<i>Diplodia</i> - 1	<i>Diplodia</i> - 2, <i>Diplodia</i> - 3, <i>Diplodia</i> - 4.
<i>Diplodia</i> - 2	<i>Diplodia</i> - 3, <i>Diplodia</i> - 4.
<i>Diplodia</i> - 3	<i>Diplodia</i> - 4.
<i>Diplodia</i> - 4	*****
Где <i>Uromyces</i> - 1 - гриб, приуроченный к виду растения, <i>Uromyces</i> - 2 - к роду <i>Uromyces</i> - 3 - к семейству, <i>Uromyces</i> - 4 - к порядку, полифар ***** маловероятное нахождение грибов этого рода	

Рис. 6-7. Гомологические ряды грибов в кронах древесных растений

С большой долей уверенности мы можем говорить о нахождении в экологических нишах побегов древесных растений 3-4 видов грибов одного рода. Однако число их, вероятно, должно быть еще больше. В частности, М.В. Горленко (1975) в одной экологической нише у растений рода *Salix* отмечал 15 видов ржавчинных грибов. На *Robinia pseudoacacia* в Северной Америке приводится три вида мучнисто-росяных грибов, на видах *Salix* восемь (Pirone, Dodge, Rickett, 1960). Дальнейшие исследования в этом направлении помогут установить более точное количество видов в одной экологической нише.

В конкретных экологических нишах викарными будут все виды грибов, которые не являются узкоспециализированными.

Видовой ряд грибов, так же, как и родовой, мы считаем предопределенным у растений. Знание этих закономерностей дает нам возможность прогнозировать количество вариантов формирования

микобиоты на одном виде растения, произрастающем в конкретном экотопе. По нашим наблюдениям, таких вариантов должно быть не менее 10. В качестве примера мы предлагаем два вида растения и разные варианты формирования микобиоты на них (рис. 6-8, рис. 6-9).

Самое большое количество вариантов формирования микобиоты наблюдается в зоне оптимума, самое малое - в зоне дискомфорта. Однако, в зоне оптимума будет доминировать всего лишь 2-3 основных варианта, остальные будут встречаться гораздо реже (*Pinus sylvestris*). У другого вида растения (*Malus spectabilis*) в зоне интродукции наблюдается смена видового состава биотрофных видов; виды грибов, указывающие на более высокую адаптивность растения, сменяются видами, характеризующими ее низкий уровень. Самое большое количество вариантов формирования микобиоты наблюдается в зонах адаптации и интродукции вида.

Таким образом, викарными видами грибов на растениях являются все неиндикаторные и недоминантные в экологических нишах грибы.

Появление викарных видов связано, в основном, с влиянием на растение аномальных абиотических факторов, провоцирующих появление таких грибов. Поэтому викарные виды можно обнаружить не всегда, а только в годы, благоприятные для интродуцентов, или в неблагоприятные для аборигенных видов.

Викарными могут быть все группы грибов, как биотрофы, так и хемотрофы. Отнесение грибов к викарным видам возможно только после составления полных микологических карт растений

Возраст 20 лет. Зона интродукции

1		1 <i>Cytospora leucosperma</i> 2 <i>Cytospora leucostoma</i> 3 <i>Cytospora rubescens</i> 4 <i>Cytospora schulzeri</i>
2		1 <i>Cytospora schulzeri</i>
3		1 <i>Cytospora rubescens</i>
4		1 <i>Cytospora leucostoma</i>
5		1 <i>Cytospora leucosperma</i>
6		1 <i>Phomopsis</i> sp. 1
7		1 <i>Phomopsis</i> sp. 2 2 <i>Phomopsis</i> sp. 1
8		1 <i>Sphaeropsis malorum</i>
9		1 <i>Sphaeropsis demersa</i> 2 <i>Sphaeropsis malorum</i>
10		1 <i>Diplodia malorum</i>

Рис. 6–8. Варианты формирования микобиоты на *Malus sylvestris* в зоне интродукции культивируемого арлея

PINUS SYLVESTRIS

Возраст 20 лет. Зона алтайская

1  1 *Cenangium abietis*

2  1 *Cytospora kunzei*
2 *Cenangium abietis*

3  1 *Cytospora kunzei*

4  1 *Cytospora pinastri*
2 *Cytospora kunzei*

5  1 *Cytospora pinastri*

6  1 *Cytospora leucostoma*
2 *Cytospora pinastri*

7  1 *Cytospora leucostoma*

8  1 *Cytospora leucosperma*
2 *Cytospora leucostoma*

9  1 *Cytospora leucosperma*

10  1 *Phomopsis occulta*

11  1 *Perenophora pini*

Рис. 6-9. Варианты формирования микобийности на *Pinus sylvestris* в естественном ареале

7. Биология грибов

7.1 Специализация грибов по видам растений

При изучении грибов на древесных растениях обращает на себя внимание тот факт, что на каждом виде растения имеются свои виды грибов. На соснах мы находим только "сосновые" грибы, на кленах "кленовые", на жасмине "жасминовые" и т.д. Это касается как биотрофных видов, так и ксилотрофов. Такая специализация грибов проявляется повсюду, где произрастает растение-хозяин в парке, в лесу, на отдельно стоящем растении. Мы не встречали грибов, специализированных к одному виду растения, на другом виде. Исключение составляют грибы-полифаги, которые не являются узкоспециализированными. О них речь пойдет в другом месте.

В научной литературе существует две противоположные точки зрения на специализацию грибов: "грибы узкоспециализированные паразиты" (Исин, Дерновская, 1969; Кропс, 1959; Потлячук, 1954) и "грибы имеют широкую специализацию" (Геритинивили, 1982, Blumer, 1967, Fischer-Schaw 1953, Hawksworth et al 1976 Kern 1961 Rayse Ries, 1978; Tarr, 1972).

Существует достаточно много научной информации о специализации грибов в пределах родов растений (Хафьяков, 1963, Мухин, 1978, Тамилин, 1964). Причем, эта специализация наблюдается и у патогенных грибов, вызывающих болезни листьев или побегов, и у дереворазрушающих сапротрофов (Головин, 1958, Васильевский, Каракулин, 1950; Grove, 1935).

Некоторые исследователи признают специализацию грибов только в пределах родов и семейств растений (Вавилов, 1926, Вахмистрова 1987, Renvall, Niemela, 1990; Tortic, 1990), другие - в пределах порядков растений (Говорова, 1987, Siepmann, Lang, Schöhar, 1975; Yokota, 1983).

Микобиота деревьев и кустарников имеет свою специфику. Видовой состав грибов на древесных растениях отличается от микобиоты травянистых по классам, порядкам, семействам и родам грибов. Соотношение таксонов грибов на древесных растениях находящихся в разных географических районах земли, за исключением тропиков, примерно одинаковое. Можно выделить доминантные группы грибов, которые приурочены к древесным растениям и встречаются всегда, независимо от их географического происхождения (табл. 7-1).

Чаще всего на древесных растениях встречаются митоспоровые грибы (до 70 %). Практически на каждом органе растения, в каждой экологической нише имеется один вид гриба из этого подотдела. Соотношение биотрофных и ксилотрофных видов грибов в каждой экологической нише разное. Оно зависит от происхождения растения, его состояния, условий произрастания. В целом же по древесным

Таблица 7-1. Доминирующие группы грибов на древесных растениях

Подотдел	Класс	Порядок
Ascomycotina 25-30%	Loculoascomycetes	Pseudosphaeriales
	10-15%	5-10%
	Pyrenomycetes 10-15%	Sphaeriales 3-5%
		Diaporthales 5-10%
Митоспоровые грибы 60-70%	Coelomycetes 55-65%	Sphaeropsidales
		50-70%
		Melanconiales 3-5%
Basidiomycotina 10-15 %	Hymenomycetes 10-15 %	Aphyllorphorales
		5-15 %

породам это соотношение составляет, в среднем, 6:2. Оно примерно соответствует количественным параметрам грибов, если их рассматривать по подотделам.

Растения одного вида имеют сходную по видам микобиоту. Состав грибов на растениях конкретного вида не изменится от того, исследуем мы один экземпляр или тысячу. Однако, абсолютного тождества видового состава грибов мы не найдем, так как в природе нет двух абсолютно одинаковых особей. Состав грибов на растениях одного вида будет зависеть от их возраста, состояния, условий произрастания, влияния абиотических и биотических факторов. Эти изменения не существенны и почти не касаются иерархической структуры грибов. Различия будут наблюдаться по таким показателям, как интенсивность развития, занимаемая экологическая ниша, стадия развития гриба. А в процессе старения растения к общему составу грибов будет добавляться группа ксилотрофных трутовых грибов, которые не встречаются на молодых растениях. Практически неизменными в своих экологических нишах на всем протяжении жизни растения будут грибы, приуроченные к кроне.

Родовые комплексы грибов на всех особях одного вида растения будут одинаковыми, различия могут наблюдаться на уровне видов грибов. На наиболее адаптированных видах растений в экологических нишах будут встречаться специализированные виды грибов, на менее адаптированных или на растениях с нарушениями физиологических процессов — грибы-полифаги. Например, на побегах I порядка *Arbutus andrachne* в естественном ценозе экологическую нишу определяет *Cytospora eichina* — гриб, специализированный только к этому виду растения. На культивируемых растениях, ослабленных особях и экземплярах с механическими повреждениями экологическую нишу определяет *Cytospora leucosperma* — гриб-полифаг, круг питающих растений которого в Крыму составляет 100 видов. Между этими двумя видами грибов рода *Cytospora*, определяющими крайние состояния

растения. могут быть виды из этого рода, приуроченные, например, к семейству этого растения, в частности к Ericaceae. Такое разнообразие грибов в пределах одного рода характерно для всех экологических ниш и для всех групп грибов, биотрофов и ксилотрофов, и для всех особей растений в пределах одной популяции.

Какое же общее количество грибов может быть найдено на растениях одного вида в естественной популяции и в искусственных насаждениях? Это предмет многолетней дискуссии, касающейся полноты изученности микобиоты конкретного вида растения. Действительно, в некоторых справочниках для одного вида растения приводится один - два гриба, для другого 50-100. А какова же истинная биологическая "норма" грибов на одном виде растения, на какую цифру необходимо ориентироваться, чтобы избежать субъективного заключения? Мы предлагаем свой способ подсчета видов грибов, исходя из их разнообразия по экологическим нишам и разделения на группы специализации. Последнее требует некоторого разъяснения, так как в микологии такое разделение предлагается впервые.

7.2 Специализированные грибы Первой группы

На растениях одного вида в естественной популяции наблюдается разное количество видов грибов. Оно зависит от того, в какой зоне арсала находится растение - в зоне оптимума или в зоне адаптации. Две эти зоны вместе составляют зону естественного арсала вида. В связи с этим следует различать две группы специализированных грибов на растениях.

Первая группа специализированных грибов приурочена к зоне оптимума арсала. Входящие в нее виды грибов встречаются только на растениях определенного вида и являются его таксономическим признаком. Они не встречаются на других растениях того же рода, имеют узкий, ограниченный ареал. Географическое распространение этих грибов, по сути дела, определяет границу зоны оптимума арсала. Узкоспециализированные виды грибов могут быть представлены как анаморфами, так и телеоморфами. По нашим наблюдениям, эта группа грибов часто имеет широкие экологические ниши. Общее количество таких видов грибов на одном растении только по выделенным нами экологическим нишам и только с учетом стадий их развития, может составлять от 15 до 35 видов, в среднем около 20.

7.3 Специализированные грибы Второй группы

Вторая группа специализированных грибов естественно встречается в зонах оптимума, адаптации и интродукции. В эту группу входят виды грибов, которые первыми замечают в экологических нишах высокоспециализированные грибы. Причем, эти виды должны быть специализированы, как минимум, по родам растений. Вторую группу специализированных грибов, например, на побегах древесных растений,

составляют виды преимущественно из родов *Cytospora*, *Phomopsis*, *Sphaeropsis*, *Diplodia*, *Camarosporium*, *Hendersonia*. Здесь могут быть и другие представители порядка Sphacropsidales. Например, на видах *Pinus* это *Cytospora kunzei*, на видах *Fraxinus* - *Cytospora pruinosa* и т.д. Эти виды грибов первыми в менее благоприятных для растения условиях произрастания замещают соответствующие специализированные виды *Cenangium abietis* и *Hysteroglyphum fraxin*. Как в зоне оптимума ареала, так и в зоне адаптации популяция растения неоднородна, гетерогенна, имеются более жизнеспособные и менее жизнеспособные особи. Поэтому в пределах одного рода грибов видовой состав будет различным. Каждый вид гриба будет соответствовать одному уровню адаптации растения. Исходя из опыта нашей работы по определению степени адаптивности растений с помощью грибов одного рода, мы можем сказать, что не составляет особого труда выделить 3-4 уровня адаптации растения. Это можно сделать по грибам из любой экологической ниши. Наиболее удобным тест-объектом в кроне растения являются грибы из рода *Cytospora*. Они хорошо различаются по видам при использовании морфологических признаков. У остальных родов грибов - *Phomopsis*, *Diplodia*, *Camarosporium* - идентификация видов по морфологическим признакам крайне затруднена. Если исходить из расчета выделенных по органам растений 17 экологических ниш с учетом нахождения в одной нише как минимум 8 видов грибов (биотрофы + ксилотрофы), общее количество грибов этой группы на одном растении будет составлять 100-130 видов. В зоне оптимума количество возможных находок грибов может достигать 160-170.

Микобиоту интродуцированных растений также определяет вторая группа специализированных грибов (рис. 7-1). В отличие от аборигенных растений, находящихся в зоне адаптации, у интродуцентов видовой состав грибов беднее как по родам, так и по видам. У более адаптированных растений он может насчитывать примерно половину состава грибов, которые встречаются на аборигенном растении в зоне адаптации. У менее адаптированного интродуцированного растения состав, например, биотрофных грибов в кроне насчитывается всего один - два вида. Таким образом, общее количество видов грибов, которые можно обнаружить на интродуцированном растении, колеблется от 50 до 70 видов.

Представители первой группы специализированных грибов на интродуцентах, как правило, отсутствуют.

Наши теоретические расчеты подтверждаются данными исследователей, глубоко изучавших микобиоту отдельных видов растений. Так на территории Азербайджана на дубе найдено 213 видов грибов, на буке 107, на грабе 60 (Гусейнов, 1989). В Германии только на побегах ели выявлено 50 видов грибов, сосны - 70, лиственницы - 21 (Butin, Kowalski, 1990). На буке в Польше отмечается более 200 видов грибов (Grzywnacz, 1990). Изучая микобиоту сосны обыкновенной в



Рис. 7-1. В зоне интродукции древесного растения *Асес pegundo* (Украина, Донець) на всех экземплярах распространен только однолетний трутяной гриб *Polyrogas squamosus*, относящийся к другой группе специализированных грибов

ленточных борах Западной Сибири Б.П. Чураков (1988) выявил 98 видов грибов. На 20-летних растениях дуба каменного в Испании найдено 26 видов грибов (M. Lopez, R. Cuellar, 1987). О.С. Сидор, П.С. Ловас (1988) отмечают 34 вида грибов на буке обыкновенном в Карпатах. Таким образом, в пределах видов растений независимо от их жизненной формы можно выявить до 100 % одинаковых видов грибов.

Микобиота растений одного рода сходна по родам грибов. Эта специализация характерна для биотрофных и ксилотрофных видов грибов. Например, в Крыму выявлены общие роды грибов у всех 178 рассматриваемых родов растений. Большинство из выявленных грибов относится к группе митоспоровых грибов 55 %, Ascomycotina 20 % и Basidiomycotina 25 %. Чаще всего сходство грибов в пределах родов и видов наблюдается у аборигенных растений, принадлежащих к одному роду. У таких растений сходство по родам грибов очень высокое, по видам оно может различаться. Одинаковые виды грибов, которые встречаются на разных видах растений одного рода, обычно принадлежат ко второй группе специализированных грибов. Гораздо реже у растений с соприкасающимися ареалами, экотопами, имеются сходные специализированные грибы первой группы. Например, *Quercus pubescens* и *Q. petraea* в одном географическом районе имеют одинаковые виды грибов: *Microsphaera alphitoides*, *Diatrypella quercina*, *Cluthris quercina* и др.

У интродуцированных растений одного рода разные виды, имеющие общий географический ареал, имеют сходный видовой состав грибов. Причем, у хвойных растений это явление ярче выражено, чем у листопадных. Например, на всех видах *Cupressus*, интродуцированных из Северной Америки в Крым, в кроне выявлен гриб *Eutrybliella sabina*. А на видах, интродуцированных из Китая, Японии (*Cupressus funebris*, *C. sargentii*) эту экологическую нишу занимает гриб *Cytospora pinastri*.

Таким образом, на разных видах растений, принадлежащих к одному роду, в зависимости от их происхождения можно выявить от 50 до 70 % сходных видов грибов.

Микобиота растений одного семейства имеет сходный видовой состав грибов в пределах видов, родов и семейств грибов. Сходный состав грибов чаще наблюдается у интродуцированных растений. Эти грибы относятся ко второй группе специализированных видов, реже к первой. Например, почти на всех растениях семейства Oleaceae, естественно произрастающих и интродуцированных в Крым, выявлены грибы *Hysteroglyphium fraxini* и *Cytospora prunosa*. В этом случае на разных растениях одного семейства выявлены грибы первой и второй специализированных групп. На растениях одного семейства довольно часто встречаются общие виды из группы ксилотрофов, чаще это трутовые грибы-полифаги из родов *Phellinus*, *Ganoderma*, *Inonotus*. Таким образом, на растениях, принадлежащих к одному семейству, можно выявить до 25 % одинаковых видов грибов.

Специализация грибов по видам, родам и семействам растений, в том числе и субстратная специализация, лучше всего прослеживается на старых, отмирающих или поврежденных экземплярах растений. В зависимости от степени повреждения или усыхания растения мы получаем то или иное количество микологической информации. На молодых, без признаков усыхания растениях можно вообще не выявить грибов. На полностью отмерших растениях в течение 1-3 лет после отмирания можно получить 100 %-ную информацию о микобиоте этого вида, экземпляра.

На *рисунке 7-2* показано, сколько и с каких частей растения можно получить микологической информации при разной степени его усыхания. Например, при усыхании 3 балла на растении можно определить микобиоту побегов II, III, IV порядков, стволовой поросли, симлептических побегов. При усыхании 2 балла только микобиоту побегов IV порядка, симлептических побегов.

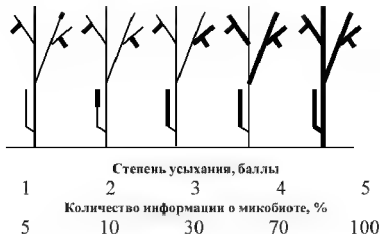


Рис. 7-2. Различная степень усыхания растения и количество получаемой микологической информации

8. Формирование плодовых тел грибов

8.1 Типы плодовых тел грибов

Обычно грибы, связанные с древесными растениями, имеют плодовые тела, которые представляют собой плотные сплетения тонких разветвленных стерильных гиф и связаны с функцией спороношения. Плодовые тела составляют видимую часть гриба, вегетативная часть скрыта в субстрате, на котором он произрастает. Формы, размеры, консистенция и окраска плодовых тел грибов очень разнообразны и имеют важное таксономическое значение.

Основные типы плодовых тел грибов у *митоспоровых грибов*.

Ложке – дисковидной, подушковидной или плоской формы плодовое тело всегда отграниченное от субстрата. Ложке покрыто слоем конидиеносцев, образующих влажные скопления конидий. Характерно для грибов порядка *Melanconiales*

Псевдопикнида – открытое на вершшке спорулирующее тело с перидием, частично окружающим внутреннюю спорулирующую поверхность.

Пикнида – округлое образование с узким отверстием наверху для выхода спор бесполого размножения. Характерна для порядка *Sphaeropsidales*.

Основные типы плодовых тел у *сумчатых грибов*

Клейстотеции – замкнутые плодовые тела, не имеющие специального отверстия для освобождения сумок и аскоспор. Характерны для грибов из порядка *Plectascales* и *Erysiphales*

Перитеции – грушевидные, шаровидные или овальной формы плодовые тела с узким отверстием на вершине. Плотное сплетение вегетативных гиф, внутри которых размещаются несколько перитеций, называют *стромой*.

Апотеции – открытые органы плодоношения, на которых развиваются сумки со спорами. Верхняя часть покрыта гимением, состоящим из сумок, расположенных попеременно с парафизами.

У *базидиальных грибов* плодовые тела могут быть различного типа от примитивных сплетений мицелия, до сложных булавовидных, копытовидных, шляпочных и других форм.

Большинство *низших грибов* плодовых тел вообще не имеют

8.2 Анаморфа и телеоморфа

Микромицеты на древесных растениях могут встречаться в стадии как анаморфы, так и телеоморфы. Это относится и к биотрофным, и к сапротрофным видам. Довольно часто на одном растении, в одном экотопе развитие гриба протекает и в стадии анаморфы, и в стадии телеоморфы. У некоторых видов грибов развитие гриба завершается без образования телеоморфы. Наличие двух этапов развития гриба

геоморфы и анаморфы связано с их размножением: половым и вегетативным. Условия, при которых происходит формирование той или иной стадии, остаются на сегодняшний день неизвестными. Мы излагаем свою точку зрения по этому вопросу, основываясь на огромном фактическом материале, полученном в Крыму.

Анаморфа. Эта стадия вегетативного размножения характерна для многих некротрофных грибов на листьях, побегах, плодах, растения-хозяева которых находятся в оптимальных условиях своего естественного ареала. Здесь отсутствует прямая угроза существованию симбиотрофных грибов и факторы, которые могли бы резко нарушить естественный цикл их развития. В зоне оптимума ареала растения-хозяина развитие грибов протекает преимущественно в стадии анаморфы, что, вероятно, является нормой в природе. В зоне интродукции растений, где представлены виды, относящиеся ко второй группе специализированных грибов, развитие их чаще протекает также в стадии анаморфы.

Как правило, развитие грибов в стадии анаморфы в Крыму происходит без осложнений. Формирование плодовых тел и полное вызревание конидий у пикнидиальных грибов заканчивается в течение одного-двух месяцев.

У некоторых видов (родов) грибов анаморфа может развиваться с образованием макро- и микроконидий, α -конидий и β -конидий. В зависимости от условий, в которых развивается гриб, а также от растения-хозяина, эти стадии могут существовать порознь как самостоятельные органы размножения. Иногда одна дополняет другую, и на одном субстрате в одно и то же время можно найти обе стадии. Эти случаи редки, но они встречаются. Например, в Крыму они отмечены у некоторых родов грибов порядка Sphaeropsidales, в частности у *Camarosporium*, *Phomopsis*, *Microdiplodia*. Так на *Laburnum anagyroides*, который интродуцирован на Южном берегу Крыма, макро- и микроконидии выявлены у гриба *Camarosporium laburni*. Соотношение в строчках микро- и макроконидий зависит от занимаемой грибом экологической ниши и времени отмирания побега. Если гибель побега произошла в период покоя (зимой), в плодовых телах гриба можно выявить одновременно и макро- и микроконидии примерно в равных пропорциях или с незначительным преобладанием той или иной стадии. Если же отмирание произошло в период вегетации (летом), гриб образует чаще или одни микроконидии, или микроконидии и споры, при этом макроконидии могут вообще не образоваться.

Интересными представляются случаи нахождения микроконидий у гриба *Camarosporium crataegi*, который был выявлен на редком эндемичном растении Крыма *Crataegus pajarkovae*. Здесь микроконидии встречаются в одной пикниде с макроконидиями примерно в равных пропорциях или же с доминированием (80 %) микроконидий. На том же растении были отмечены микроконидии и у гриба *Microdiplodia*.

microsporella Пропорции в соотношениях микро- и макроконидий такие же, как и у предыдущего вида.

Вероятно, к явлениям того же порядка относится и наличие α -конидий и β -конидий у грибов рода *Phomopsis*. У многих видов этого рода в Крыму известны α -конидии, у некоторых α - и β -конидии, что является таксономическим признаком вида. На некоторых образцах *Phomopsis hughesi*, выявленного на *Eriobortya japonica*, наблюдается стадия развития гриба исключительно с β -конидиями. Мы считаем, что это своего рода реакция гриба на экстремальные условия, цель которой — сохранение вида в экстремальных условиях путем образования промежуточных стадий развития. Она эволюционно обусловлена и, вероятно, присуща многим грибам.

Развитие анаморфы непосредственно связано с возрастом субстрата. Например, анаморфа чаще встречается на молодых частях побегов (1-5 лет), чем на старых. А на побегах в возрасте 10-15 лет, гриб *Cytospora leucosperma* встречается уже только в стадии телеоморфы. Ранее было установлено, что предельным возрастным барьером для развития многих некротрофных грибов является возраст побегов 15-20 лет.

Формирование анаморфы и развитие гриба в этой стадии зависит от сроков отмирания побегов. Если растение погибает в период покоя, зимой, то биотрофные грибы развиваются преимущественно в стадии анаморфы. Вероятность образования конидиальной стадии при летнем отмирании организма или его органов в целом для всех растений составляет 58 %, при зимнем 71 %.

Биотрофные виды грибов, находясь в латентном состоянии, образуют свои плодовые тела не сразу, а через определенное время после отмирания растения. Если это произошло летом, плодовые тела большинства некротрофных грибов из родов *Cytospora*, *Phomopsis*, *Sphaeropsis*, *Diplodia*, *Camarosporium*, *Hendersonia*, полностью "вызревают" через 3-4 месяца, если зимой — через 6-8 месяцев. Известно, что развитие грибов этой группы в природе происходит только при положительных температурах, начиная с +3°C (Defago, 1935). Установлено, что формирование плодовых тел и органов конидиального спороношения у видов, вызывающих некротические болезни побегов, происходит при достижении СПТ 1800-2000°C. При отмирании побегов летом это наблюдается через три месяца, зимой — через шесть. Зная точный срок гибели побега, можно с помощью суммы положительных температур определить начало формирования плодовых тел микромицетов. Сроки созревания конидий и их выхода из пикнид зависят от многих факторов, этот период может растянуться на 2-3 месяца.

Телеоморфа. Стадия полового размножения гриба. Существуют различные точки зрения на развитие грибов в стадии телеоморфы. Они сводятся к двум основным положениям. Одни связывают формирование

сумчатой стадии с неблагоприятными погодными условиями, другие — с резкой сменой режима питания гриба. Однако, как показали наши наблюдения, не всегда формирование телеоморфы происходит под влиянием аномальных климатических факторов или зависит от вида растения-хозяина.

Среди грибов подотдела Ascomycotina, выявленных в Крыму на древесных растениях, насчитывается 84 % родов грибов, у которых неизвестна анаморфа. Исключительно телеоморфой в этом регионе представлены семейства Taphrinaceae, Ophiostomataceae, Dothideaceae, Coronophoraceae, Sphaeriaceae, Cerastomataceae, Diatrypeae, Xylariaceae и другие. У семейств Cucurbitariaceae, Polystigmataceae, Valsaceae выявлены как анаморфа, так и телеоморфа. Причем, для всех видов рода *Valsa* в Крыму установлена связь телеоморфы с анаморфой. До этого длительное время в Крыму были известны находки только одного вида *Valsa ambiens*. Используя принцип изучения грибов в их естественных экологических нишах, мы установили, что формирование телеоморф наблюдается преимущественно в середине их экониса, а также на границах. Так грибы рода *Valsa* в Крыму занимают, в основном, побеги 6-9-летнего возраста, а начиная с 9 лет телеоморфа практически полностью вытесняет анаморфу. Резкое разделение анаморфы и телеоморфы наблюдается в сухих экотопах, во влажных же местообитаниях голоморфа встречается одновременно по всей экологической нише.

Вообще телеоморфа у некротрофных грибов на древесных растениях чаще образуется при отмирании побегов летом (42 %), чем зимой (29 %). При отмирании побегов зимой телеоморфа встречается на вечнозеленых растениях в 2-3 раза чаще, чем на растениях других типов жизненных форм. При летнем отмирании побегов она фиксируется одинаково часто на многих растениях, но чаще на хвойных (61%) и вечнозеленых древесных породах (42 %). Начало формирования сумчатой стадии многих некротрофных грибов происходит через 20-24 месяца после отмирания побегов, что соответствует 7000-9000 С суммы положительных температур (СПТ). У некоторых видов грибов телеоморфа может образоваться и раньше, даже через 2-3 месяца, но это бывает редко.

Развитие грибов в стадии телеоморфы происходит и в неблагоприятных для растения-хозяина условиях произрастания. На растениях, которые произрастают в контрастных экологических условиях, наблюдаются разные стадии развития грибов. Так характерной особенностью Степного Крыма является доминирование телеоморфы над анаморфой. Если у *Laburnum anagyroides* на Южном берегу Крыма доминантным является гриб *Camarosporium laburni*, то в степной зоне на этом растении гриб встречается исключительно в стадии телеоморфы; на *Ligustrum vulgare*, соответственно, будут развиваться грибы *Cytospora pruinosa* и *Valsa cypri*. Аналогичные результаты можно получить на

любых растениях, которые произрастают в контрастных экологических условиях.

Большая группа ксилотрофных микромицетов на побегах древесных растений развивается только в стадии телеоморфы. Это связано с тем, что на отмерших побегах создается, во-первых, очень высокая конкуренция дереворазрушающих грибов, во-вторых, резко сокращается цикл их развития, и, в-третьих, грибы испытывают конкуренцию в экологических нишах не только со стороны других грибов, но и со стороны насекомых, разрушающих отмершие части растения. Если развитие биотрофных грибов на побегах может продолжаться 2-3-4 месяца, и они распространяются по экзису по мере высыхания побега, то цикл развития ксилотрофных микромицетов завершается в течение одного месяца. В этом случае формирование органов размножения гриба, сохранение вида может быть обеспечено только половым путем. На оголенной древесине ксилотрофные микромицеты всегда образуют сумчатую стадию.

Голоморфа. Совокупность анаморфы и телеоморфы одного вида гриба в одной экологической нише. Развитие многих некротрофных грибов может протекать одновременно в стадии анаморфы и телеоморфы. Эти стадии могут быть разделены даже в одной экзисе. В этом случае на одной стороне побега, более молодой, гриб встречается в стадии анаморфы, на другой — в стадии телеоморфы. И в одном, и в другом случае органы спороношения вызревают полностью. В природе это наиболее распространенный вариант развития гриба с раздельным образованием двух стадий. Однако нередко гриб развивается сначала в стадии анаморфы, и в той же строге спустя какое-то время формируется сумчатая стадия этого гриба. В этом случае конидиальное спороношение гриба может отсутствовать или проявляться в слабой форме. Гриб в стадии телеоморфы обычно образует полноценные споры.

Голоморфа характерна для грибов из родов *Cytospora*, *Phomopsis*, *Diplodia*, *Camarosporium*, а также для других биотрофных видов из семейств Sphaeropsidaceae и Melanconiaceae.

Стерильные формы. Формы развития грибов без образования органов спороношения и плодовых тел. Наличие грибов определяется по симптомам вызываемой ими болезни. Это могут быть налет на поверхности листьев, пятнистость, некротические пятна, другие известные повреждения. Но при этом на них отсутствуют органы спороношения, нет мицелия, создается впечатление, что гриб развивается внутри тканей растения. Развитие грибов может быть слабым или интенсивным, обычно на растениях симптомы появления такого гриба фиксируются ежегодно в одной и той же экологической нише. В отдельные годы возможно частичное вызревание плодовых тел, но это бывает крайне редко. Появление стерильной формы гриба это не случайное явление, а закономерный процесс завершения развития гриба

перед сменой его в экологической нише новым видом. Он характерен как для интродуцентов, так и для аборигенных видов растений.

Если рассматривать формирование стадий развития биотрофных грибов по законам ареала растения, картина будет выглядеть следующим образом. При перемещении растения, например, из зоны оптимума в зону интродукции в цикле развития гриба наблюдается ряд последовательных этапов, которые характеризуются соответствующими признаками. Так некротрофные, филофильные специализированные виды грибов сначала фиксируются в своих экологических нишах в стадии анаморфы на вегетативных органах, где происходит их естественное развитие. При нарушении естественных условий развития, которое наблюдается в периоды климатических аномалий или при выращивании растений за пределами их ареалов, гриб расширяет свою экологическую нишу. С вегетативных органов он постепенно переходит на генеративные, а затем и на репродуктивные. Интенсивность развития гриба при этом увеличивается, но нарушается его жизненный цикл. В большинстве случаев не вызревают плодовые тела или споры (конидии) остаются нежизнеспособными. В зоне интродукции телеоморфа становится доминирующей стадией развития биотрофного гриба. Заключительным этапом развития специализированного гриба на древесном растении является образование стерильной формы. К примерам такого развития гриба можно отнести черную пятнистость листьев у *Liriodendron tulipifera*, кольчатую пятнистость листьев у *Olea europea*, некроз листьев у *Wisteria chinensis* (Крым), черную пятнистость листьев у *Arbutus andrachne* (Кавказ).

Стерильные формы грибов могут образоваться не только у микромицетов. Хорошим примером может быть и "чага" на березе, которая является, по сути, бесплодной формой специализированного гриба *Inonotus obliquus* в зоне естественного ареала растения-хозяина.

На рисунке 8-1 показан процесс формирования различных стадий развития симбиотрофного гриба на растении, имеющем широкий природный ареал. Для эндемиков и растений с ограниченным ареалом вся цепочка последовательных этапов развития гриба бывает сосредоточена даже в одной зоне ареала. Весь этот цикл от анаморфы до стерильной формы характерен как для первой группы специализированных видов грибов, так и для второй.

Формирование различных стадий у биотрофных грибов, приуроченных к древесным растениям, зависит от того, в какой из зон ареала находится растение. Симбиотрофный гриб в зоне оптимума ареала развивается в стадии анаморфы в узкой экологической нише. Например, естественной эконишей мухисто-росяных грибов в зоне оптимума будут порослевые побеги. По мере удаления растения от оптимального ареала гриб расширяет эконишу. В данном случае мухистая роса распространяется по всей кроне растения, поражая все однолетние побеги. Нахождение растения в зоне дискомфорта

Зоны ареала	Тенденции развития биотрофного гриба	Жизнеспособность спор, %
ОНГ	Развитие гриба в стадии анаморфы и в своей естественной эконике	100
	⇓	
АДАП	Развитие гриба в стадии телеоморфы и в своей естественной эконике	100
	⇓	
ИНТР	Развитие гриба (голоморфа) в расширенной эконике на вегетативных органах	70
	⇓	
ДНСК	Развитие гриба в расширенной эконике на генеративных органах	50
	⇓	
ДНСК	Развитие гриба в расширенной эконике на репродуктивных органах	30
	⇓	
ДНСК	Стерильная форма биотрофного гриба	0

Рис. 8-1. Схема формирования различных стадий у биотрофных грибов на древесных растениях

приводит к тому, что мучнистая роса переходит на репродуктивные органы, цветки, плоды. Жизнеспособность спор гриба при этом снижается. Стерильная форма развития гриба является последним проявлением или свидетельством того, что растение еще имеет специализированный гриб и, естественно, специализированную защиту организма от внешней инфекции. Отсутствие специализированного гриба на растении в какой-либо стадии говорит о снижении адаптивных способностей растения или его отдельных органов. Дальнейшее снижение адаптивных способностей растения приводит к потере и стерильной формы специализированного гриба. В эконике, наконец, происходит качественная смена грибов. На смену специализированному виду гриба, приуроченному к виду растения, приходит гриб, специализированный к роду или семейству растения (рис. 8-2). А это снижает устойчивость растения к внешней инфекции из-за большого числа источников инфекции.



Рис. 8-2. Типичный сапротроф Pleospora herbarum в зоне дискомфорта ареала многих интродуцентов является факультативным паразитом. Анаморфы этого вида являются грибы рода Alternaria

8.3 Формирование плодовых тел грибов в кроне

Почти 80 % всех рыб в 1-й древесной кроне и в среднем 34 % в кроне. Они являются основным убежищем почти всех грибов из этого класса, особенно много видовых рыб в Ресурсе. Рыбы и в частности это класс, в 1-й рыбной растительности занимает около 80 % всей площади. Существенные изменения происходящие в экологии частично объясняют причину выживания рыб, особенно рыб.

Но общее количество ниш на растении все же меньше, чем количество выявленных грибов даже с учетом сукцессии. Тогда благодаря чему обеспечивается видовое разнообразие грибов в экологических нишах? На этот счет у нас имеется следующее объяснение (рис. 8-3).



Рис. 8-3. Основные составляющие видового разнообразия грибов в экологических нишах

Основное количество микромицетов, приуроченных к кроне растения, находится в перидерме, а не на древесине. Структура перидермы довольно сложная, она состоит из нескольких слоев тканей, выполняющих на растении различные функции. Слой ткани, непосредственно примыкающий к собственно древесине побега, называется *камбием*. Над ним располагается зона *вторичной коры*, которая четко разделяется на три слоя: *феллодерму*, выполняющую функцию питания феллогена, *феллоген*, или пробковый камбий, за счет которого перидерма длительное время нарастает в толщину, и *феллему* - пробку, которая выполняет защитные функции. Все эти три слоя представляют собой *луб*. На однолетних побегах они бывают покрыты *эпидермой*, которая содержит *кутикулу* или живую ткань, способную к митотической активности. С возрастом на смену гладкой перидерме приходит *корка*. У яблони это наблюдается на 6-8 году, у граба - лет через 50, у других растений могут быть другие сроки. Корка состоит из чередующихся слоев пробки и заключенных между ними отмерших прочих тканей коры.

Вторичную ксилему или древесину условно можно разделить на заболонную часть, примыкающую непосредственно к камбию, и спелую древесину. Центр побега занимает сердцевина, которая еще называется *медуллой*.

Таким образом, побег состоит из восьми различных слоев тканей, пять из которых приходится на перидерму. Каждый из этих слоев является своеобразной *экологической нишей* для определенных групп грибов.

представлена идеализированная схема расположения основных групп грибов в зависимости от структуры перидермы побега. Кора является экологической нишей большой группы сумчатых грибов из порядка *Helotiales*. Эти грибы являются сапротрофными и принадлежат к родам *Lachnum*, *Lachmella*, *Gympanis*, *Tapesia*, *Melaspilea* и другим. Грибы этих родов часто встречаются на аборигенных и интродуцированных растениях. Вторая группа грибов приурочена к коре и также относится к сапротрофным видам. Наиболее распространенными видами грибов здесь являются *Fusarium lateritium* и *Tubercularia vulgaris*. Биотрофные грибы сосредоточены в лубе. Причем, в зоне феллогена и феллодермы чаще встречаются грибы из порядка *Melanconiales* (митоспоровые грибы), а ближе к камбию находятся пикнидиальные грибы порядка *Sphaeropsidales* и их телеоморфы. Древесина не является той оптимальной экологической нишей, где могли бы развиваться микромицеты. Если побег покрыт корой, на древесине микромицеты вообще не развиваются. На оголенной древесине, лишенной коры, происходит развитие ограниченного количества видов микромицетов, которые являются слабыми ксилотрофами. Это группа сумчатых грибов из родов *Hysterium*, *Rosselia*, *Melanomma*, *Zignoela*. В периферической части древесины или заболони могут развиваться только виды, которые вызывают сосудистые заболевания. К наиболее известным видам относятся *Verticillium dahliae*, *Ceratocystis ulmi*. В древесине

формируются плодовые тела специализированных асцитрофов из подотдела Basidiomycotina.

Однако, не на всех растениях можно найти такой идеальный порядок расположения грибов в перидерме побега. Он будет зависеть от вида растения, возраста побега, климатических факторов и целого ряда других причин.

Развитие грибов по зонам перидермы сдвинуто во времени, и обнаружить весь комплекс этих грибов можно только на протяжении длительного периода наблюдений за конкретной экологической нишей. Наблюдатель может зафиксировать одновременно один или два вида грибов, находящихся на разных стадиях своего развития. Таким образом, знание анатомии растения и его основных органов - экониз грибов является необходимым условием для более полного изучения микобиоты.

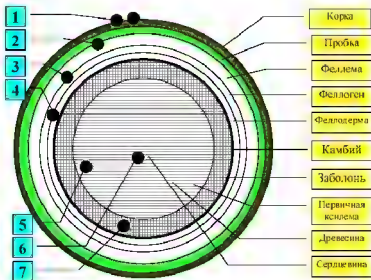


Рис. 8-4. Идеализированная схема строения побега у древесного растения и расположение основных групп микромицетов в перидерме и древесине: 1 - сапротрофы подотдела Ascomycotina, порядка Helotiales; 2 - сапротрофы из группы митоспоровых грибов порядка Moniliales; 3 - биотрофы порядка Melanconiales; 4 - биотрофы порядка Sphaeropsidales и их телеоморфы; 5 - лигнина разрушающие грибы; 6 - целлюлозоразрушающие грибы; 7 - грибы, вызывающие закупорку сосудов из родов Verticillium, Ceratocystis

В целом на древесных растениях формирование плодовых тел грибов происходит постепенно, по мере отмирания растения. Первыми отмирают самые молодые побеги, затем крона, ствол и корни. И первыми же на растении появляются микромицеты, которые сразу обнаруживаются на самых тонких, однолетних побегах. Потом они отмечаются на 2-3-летних и т.д., пока распространение их не достигнет своего возрастного предела, который составляет 15-20 лет. После того, как закончится развитие микромицетов, на растении появляются ксилотрофные базидиомицеты, приуроченные к возрастной нише 15-25 лет. Это грибы из семейств *Telephoraceae*, *Stereaceae*, *Corticaceae*. На аборигенных растениях это будут специализированные виды, которые приурочены к конкретному виду или роду растения, на интродуцентах полифаги. Формирование плодовых тел трутовых грибов на стволах и корнях свидетельствует о наступлении на растении очередной стадии существования грибов. Сроки появления плодовых тел трутовиков на аборигенных растениях и интродуцентах разные. В *таблице 8-1* представлены усредненные данные о сроках формирования плодовых тел грибов на древесных растениях в Крыму.

Таблица 8-1. Сроки формирования плодовых тел основных групп грибов на древесных растениях

Аборигенные растения	Через, лет	Интродуцированные растения	Через, лет
Микромицеты в кроне	3-6 мес	Микромицеты в кроне	3-6 мес
Грибы подотдела <i>Ascomycotina</i>	2-3	Грибы подотдела <i>Ascomycotina</i>	2-3
Трутовики многолетние стволовые	100	Трутовики однолетние стволовые	30-40
Трутовики однолетние корневые	150	Трутовики многолетние корневые	50-70
Трутовики многолетние корневые	200	Трутовики многолетние стволовые	80-100

На интродуцированных растениях сроки появления трутовых грибов в 2-3 раза короче, чем на аборигенных видах. Кроме того, здесь наблюдается иной порядок формирования плодовых тел. На интродуцированных видах сразу активно развиваются трутовики полифаги, которые вызывают корневые и стволовые гнили. У аборигенных видов происходит постепенное развитие

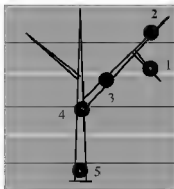
специализированных трутовых грибов сначала в кроне растения, затем на стволах и в последнюю очередь на корнях.

Формирование плодовых тел трутовых грибов может протекать на протяжении очень длительного времени. Грибы, вызывающие центральную стволовую гниль, в течение 10-15 лет могут развиваться в состоянии мицелия без образования плодовых тел. Формирование их происходит на заключительном этапе разрушения древесины, когда появляется угроза существованию самого гриба. Плодовые тела трутовых грибов появляются за 15-20 лет до полного отмирания растения. Очень часто плодовые тела трутовиков могут вообще не сформироваться. Такая картина может наблюдаться в аридных районах, где бывает недостаточно влаги для развития грибов. Так гриб *Heterobasidion annosus*, вызывающий корневую гниль на видах *Pinus* в Крыму, не формирует плодовых тел и развивается в виде мицелия.

Продолжительность жизни плодовых тел грибов разная. У биотрофных микромицетов цикл развития гриба занимает 2-3 месяца, у сапротрофов 1-2 месяца. Продолжительность жизни однолетнего трутовика, например, *Inonotus hispidus* или *Laetiporus sulphureus* в Крыму составляет 3-4 декады. Срок жизни многолетних трутовиков, например, *Fomes fomentarius*, *Pycnoporus demidoffii* достигает 15-20 лет.

Формирование плодовых тел трутовых грибов протекает по той же схеме, что и у микромицетов. Взрослые растения обычно отмирают постепенно, в течение 3-5 лет. Плодовые тела трутовых грибов сначала появляются по периферии кроны, на скелетных ветках. По мере усыхания растения они расширяют свою экологическую нишу, и их уже можно встретить на более толстых побегах, центральном стволе.

В течение 6 лет мы наблюдали распространение гриба *Fomes fomentarius* в кроне отмирающего 17-летнего *Quercus suber* в Никитском ботаническом саду (рис. 8-5). Первые единичные плодовые тела трутовика были выявлены в 1990 г. на скелетных ветках диаметром 15 см. У растения в это время были сильно выражены признаки усыхания. В течение последующих 2-3 лет грибы появились в массовом количестве по всей кроне растения и заняли побеги и стволы диаметром 20-30 см. В 1994 г. растение полностью погибло. В этот же год плодовые тела трутовика были обнаружены на центральном стволе, а в 1995 г. они появились уже на самой толстой части дерева диаметром 80 см. Аналогичные примеры можно наблюдать на многих растениях.



	Очередность появления плодовых тел	Диаметр ствола, см	Годы наблюдений
	1	15	1990
	2	20	1992
	3	31	1993
	4	42	1994
	5	80	1995

*Рис. 8-5. Распространение трутового гриба Fomes fomentarius на
усыхающем 170-летнем Quercus suber (Крым)*

8.4 Интенсивность развития грибов

Количество плодовых тел на единице площади экологической ниши называется еще интенсивностью развития гриба. Для некротрофных микромицетов за такую единицу обычно принимается отрезок побега в 10, 20, 30 см. Устанавливается этот показатель по числу плодовых тел грибов, которые полностью сформировались и образовали споры, конидии. Он может быть выражен как в процентах, так и в баллах. Определяется глазомерно при визуальном осмотре растения и уточняется при микроскопировании. Практика показала, что выражать интенсивность развития гриба в баллах удобнее, чем в процентах, особенно при больших объемах работы. Мы пользуемся 5-балльной шкалой, которая имеет следующий вид (рис. 8-6). Единичное нахождение плодовых тел оценивается в 1 балл, сплошное покрытие побега плодовыми телами гриба в 5 баллов. Интенсивность развития мало зависит от вида гриба и от растения-хозяина. Очень высокая интенсивность развития может наблюдаться у грибов, относящихся как к первой, так и ко второй группе специализированных видов. И на аборигенных, и на интродуцированных растениях развитие грибов может происходить одинаково сильно. Исключение составляют лишь эндемичные и реликтовые виды растений в естественном ареале, интенсивность развития грибов на которых обычно не превышает 1-2 балла. В искусственных ценозах на таких растениях развитие грибов усиливается.

Интенсивность развития микромицетов почти не зависит от того, в сухом или влажном месте находится растение. В аридных

местообитаниях процент полностью сохранившихся плодовых тел бывает ниже, чем во влажных. Из-за быстрого высыхания побега большое количество плодовых тел остаются невызревшими и погибают или разрушаются гиперпаразитами, насекомыми.

Формирование плодовых тел микромицетов на молодых побегах, до 5 лет, происходит обычно равномерно по всей окружности побега. На побегах старшего возраста картина выглядит по-другому (рис. 8-7). Высыхание толстого побега по окружности происходит неравномерно. В первую очередь высыхает верхняя его часть, затем боковые и последней нижняя. По мере высыхания побега по его окружности происходит формирование плодовых тел грибов. Полностью сформировавшиеся плодовые тела с вызревшими спорами обычно располагаются на верхней части побега. В то же время по его бокам можно наблюдать гриб на разных стадиях развития, от закладки плодовых тел до начала созревания спор. На нижней, затененной части грибы могут вообще отсутствовать, так как здесь процесс высыхания побега еще не закончился. Таким образом формируются плодовые тела на побегах в естественных условиях.

10 см

Интенсивность

					баллы	%
*		*		*	1	5
*	*	*	*	*	2	25
*	*	*	*	*	3	50
*	*	*	*	*		
*	*	*	*	*	4	75
*	*	*	*	*		
*	*	*	*	*	5	100
*	*	*	*	*		

Рис. 8-6. Шкала для определения интенсивности развития микромицетов на древесных растениях

Иначе обстоит дело при воздействии таких внешних факторов, как механические повреждения коры или ожоги. Через раны в коре происходит интенсивное испарение влаги, и в этом месте возможно формирование плодовых тел микромицетов в первую очередь. На плодовых растениях, которые ежегодно обрезаются, первые грибы будут обнаружены именно в местах обрезки

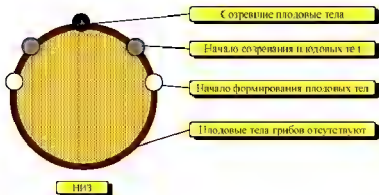


Рис. 8-7. Формирование плодовых тел микромицетов на горизонтальных побегах 5-20-летнего возраста

При повреждении растения огнем побег или ствол высыхает весь сразу, и плодовые тела формируются одновременно по всей окружности побега. Аналогичные процессы происходят и при повреждении растения морозом. В первом случае формируются плодовые тела специализированных биотрофных грибов из родов *Cytospora*, *Phomopsis*, *Diplodia* и других, во втором - таких сапротрофов микромицетов, как *Tubercularia vulgaris*, *Fusarium lateritium*

9. Сезонное и суточное развитие грибов

9.1 Сезонное развитие грибов

Развитие грибов на древесных растениях наблюдается в течение всего года. В зависимости от времени года доминирует одна или несколько групп грибов. Они обычно приурочены к фенофазам растений, или это могут быть специфические группы (виды) грибов, которые развиваются только в определенное время года. В Крыму, например, это выглядит следующим образом.

Весной на древесных растениях происходит активное развитие биотрофных грибов из порядков Melanconiales, Moniliales. Это представители родов *Monilia*, *Botrytis*, *Taphrina*, *Gloeosporium*, *Coryneum* и другие, которые встречаются на цветках и молодых листьях. После периода относительного зимнего покоя активизируется развитие биотрофных грибов, приуроченных к кроне растений. Уровень специализации этих грибов не влияет на активность их развития. Одинаково активно идет развитие грибов как первой, так и второй группы специализированных видов. После абсолютного зимнего покоя возобновляется споруляция у многолетних трутовых грибов. У однолетних трутовиков в конце весны наблюдается появление первой волны плодовых тел.

Летом создаются наиболее оптимальные условия для развития специализированных фитопатогенных микромицетов. Пика своего развития достигают некротрофные грибы в кроне растений. Высокая интенсивность развития наблюдается у биотрофных грибов и видов, приуроченных к листьям. К этой группе относятся мучнисто-росяные, большая группа пикнидиальных и меланконияльных грибов (Sphaeropsodales, Melanconiales). У трутовых грибов из-за высокой сухости воздуха в этот период наступает депрессия, прекращается споруляция у многих видов многолетних трутовиков. Практически полностью прекращается развитие факультативных паразитов, таких, например, как *Alternaria alternata*. Активное развитие грибов наблюдается на плодах.

Осенью активизируется споруляция у многолетних трутовиков, как специализированных, так и полифагов. Наблюдается вторая волна формирования плодовых тел у однолетних трутовиков (*Inonotus hispidus*, *I. tamaricis*). Достигают пика своего развития грибы на плодах растений. Формируют сумчатые стадии мучнисто-росяные грибы, образуют телейтоспоры ржавчинные, появляются телеоморфы у многих некротрофных видов грибов.

Зима является периодом покоя для основного количества биотрофных и асимбиотрофных видов грибов. При температурах ниже +5°C не прорастают споры многих грибов и прекращается или сильно замедляется споруляция у трутовиков. Избыточная влажность воздуха при длительных оттежелях благоприятствует активному развитию

факультативных паразитов (*Alternaria*). Наши наблюдения показали, что споры этих грибов прорастают во влажной среде при положительных температурах уже через два часа. В периоды суточных оттепелей возможно поражение этими грибами однолетних зеленых побегов на розах, персиках или других плодовых растениях. Зимой наблюдается развитие на древесных растениях некоторых специфических ксилотрофных грибов, которые развиваются только в этот период года. Это *Flammulina velutipes*, реже *Pleurotus ostreatus*.

У грибов, приуроченных к органам растений, наблюдается хорошо выраженная сезонность развития. Полный цикл их развития или формирования органов спороношения заканчивается в течение одного вегетационного периода. Это относится к грибам, приуроченным к цветкам, листьям и плодам растений. Развитие многих биотрофных грибов связано, в основном, с определенными фенофазами. Например, мучнисто-росяные грибы связаны с молодыми листьями, которые формируются на порослевых побегах и вырастают после стрижки. Массовое появление ржавчинных грибов родов *Puccinia*, *Uromyces*, *Tranzschelia* связано с началом появления осенней окраски листьев. Развитие грибов на цветках, например, *Monilia cinerea*, естественно, наблюдается только в весенний период.

У грибов, вызывающих некроз побегов, нет сезонного развития. Развитие грибов этой группы протекает почти круглогодично при положительных температурах. Появление плодовых тел грибов происходит по мере высыхания побегов со скоростью 1-2 мм за месяц. Так как сначала высыхают тонкие, а затем более толстые побеги, формирование плодовых тел грибов растягивается на 2-3 года и протекает почти круглогодично. Попытки выявить сезонность в развитии некротрофных грибов с помощью споролушек предпринимались неоднократно многими учеными. Однако, никто не мог с достаточным основанием указать на какой-либо период года. Споры улавливались в течение всего года, по сезонам менялась лишь интенсивность спорообразования. По нашим данным, частота встречаемости некротрофных грибов в Крыму выглядит следующим образом: зимой 14 %, весной 23 %, летом 33 %, осенью 30 %. Наиболее интенсивное развитие грибов происходит тогда, когда в природе для этого создаются оптимальные условия, в данном случае это температурный параметр +20-25°C, и он приходится на летние и осенние месяцы.

9.2 Динамика споруляции трутовых грибов

Динамика споруляции трутовиков изучается с помощью споролушек. Для этого используются обычные предметные стекла. Стекланные пластинки располагают непосредственно под гименофором на расстоянии 1-2 см от него. Смена споролушек проводится один раз в декаду на протяжении всего года. Споролушки просматривают под микроскопом в 10 полях зрения при увеличении 500. Подсчитывается

количество выпавших спор в каждом поле зрения на 1 см спороловушки, определяется среднearифметическое их значение. Исследования проводят на 2-3 экземплярах грибов, которые находятся на разных растениях. Минимальный срок наблюдений составляет 2 года. Ниже мы приводим результаты наблюдений за динамикой споруляции семи видов трутовых грибов, которые вызывают различные гнили на растущих деревьях в Крыму. Здесь имеются как специализированные по видам растений трутовики, так и полифаги с широким кругом питающих растений. По приуроченности к экологическим нишам — это грибы, вызывающие стволовые и корневые гнили (рис. 9-1, рис. 9-2, рис. 9-3).

Сезонная динамика споруляции трутовых грибов

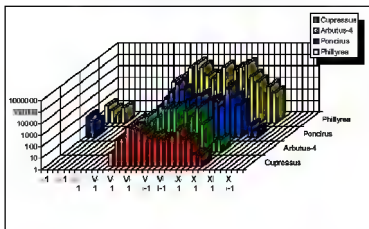


Рис. 9-1. Сезонная динамика споруляции трутовых грибов *Arbutus*, *Cupressus*, *Poncirus*, *Phillyrea* в 1987 г. Расчлененно-хозяева: *Arbutus andrachne*, *Poncirus trifoliata*, *Cupressus sempervirens*, *Phillyrea latifolia*

Сезонная динамика споруляции трутовых грибов

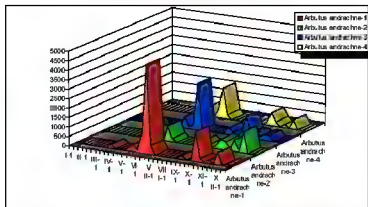


Рис. 9-2. Сезонная динамика споруляции трутового гриба *Phellinus torulosus* в 1990 г. на разновозрастных растениях *Arbutus andrachne*

Сезонная динамика споруляции трутовых грибов

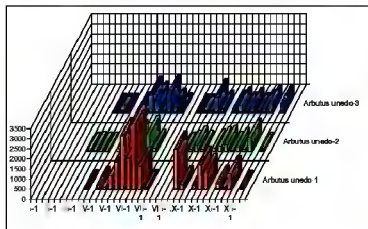


Рис. 9-3. Сезонная динамика споруляции трутового гриба *Phellinus torulosus* в 1990 г. на разновозрастных растениях *Arbutus unedo*

Phellinus torulosus В Крыму гриб отмечен на 70 видах древесных и кустарниковых пород. Он вызывает корневые гнили у растущих деревьев. Это средиземноморский вид, а в Горном Крыму проходит северная граница его ареала. Исследования динамики споруляции этого гриба проводились на семи видах растений, произрастающих в арборетуме Никитского ботанического сада: *Acer campestre* (1 экземпляр), *Arbutus andrachne* (4), *Arbutus unedo* (3), *Cercis siliquastrum* (2), *Cupressus sempervirens* (1), *Quercus pubescens* (1), *Olea europea* (3). Многолетние наблюдения позволили установить, что у гриба четко различаются периоды развития: начало, середина и затухание. Это отражается на сезонной динамике споруляции. На процесс существенно влияют возраст растений и абиотические факторы: температура, осадки, влажность воздуха.

Продолжительность периода споруляции колеблется от 17 до 32 декад, она наблюдается в течение всего года, за исключением первых двух декад января. Периоды покоя, длящиеся по одной декаде, наблюдаются в течение года один-два раза и обычно связаны с понижением влажности воздуха и отсутствием осадков. Самое раннее начало споруляции отмечено в третьей декаде января (на 700-летней *Olea europea*), массовое (50 %) приходится на начало марта. С наступлением теплого периода увеличивается число активно спорирующих грибов. Максимальное количество спорирующих грибов (100 %) отмечено с первой декады мая. Одновременно повышается и активность споруляции, которая достигает пика в первом и втором кварталах июня. Затем наступает резкий ее спад, который приходится на июль и первую декаду августа. Количество выпавших спор за это время составляет всего 0,3 %, и спорирует около 20 % плодовых тел. Со второй декады августа усиливается активность споруляции уже у 80 % грибов, и пик споруляции приходится на первую декаду октября (11 %). Затем до конца года следует медленный ее спад. По такой схеме происходит развитие и споруляции гриба на большинстве видов растений в 1990 г.

Количество спор, выпавших на одну ловушку за год, на многих растениях существенно колеблется: от 0,7 до 29,8 тыс. Очень высокая активность споруляции при примерно одинаковых размерах плодовых тел наблюдается на *Arbutus andrachne* (29,8 тыс.). Несколько ниже она на *Cercis siliquastrum* (18,4), *Olea europea* (18,0), *Arbutus unedo* (15,8). Возраст растений существенно не влияет на активность споруляции, но влияет на ее сроки: у старых деревьев она начинается на 4-6 декад раньше (табл. 9-1).

Phellinus punctatus. Гриб отмечен на 29 видах древесных и кустарниковых пород, вызывает стволовые гнили. Исследования по динамике споруляции проводили на *Poncirus trifoliata* в течение одного года. Период непрерывной споруляции составляет 26 декад. Начало ее приходится на первую декаду марта, конец — на первую

Таблица 9-1. Основные показатели динамики споруляции
важнейших трутовых грибов в Крыму

Трутовый гриб	Питающее растение	Продолжительность периода споруляции (декады)	Количество спор, выпавших на одну ловушку* за год, тыс.шт.
<i>Antrodia juniperina</i>	<i>Juniperus excelsa</i>	11-14	0,4-0,8
<i>Ganoderma applanatum</i>	<i>Phillyrea latifolia</i>	24-28	57,6-620,3
	<i>Poncirus trifoliata</i>	20	92,6
<i>Inonotus hispidus</i>	<i>Fraxinus oxycarpa</i>	4	31,0
<i>Phellinus torulosus</i>	<i>Acer campestre</i>	19	4,3-10,4
	<i>Arbutus andrachne</i>	17-22	4,7-29,8
	<i>Arbutus unedo</i>	21-25	4,7-15,8
	<i>Cercis siliguastrum</i>	19	3,8-18,4
	<i>Cupressus sempervirens</i>	17	9,0
	<i>Quercus pubescens</i>	17-25	5,6-6,1
	<i>Olea europea</i>	20-32	0,7-18,0
<i>Phellinus pini</i>	<i>Pinus pinea</i>	19-23	1,8-5,8
	<i>Pinus halepensis</i>	17-21	0,7-1,1
<i>Phellinus punctatus</i>	<i>Poncirus trifoliata</i>	26	1,6
<i>Phellinus tuberculosus</i>	<i>Cerasus mahaleb</i>	25	3,4

*Площадь ловушки 1 см

декаду ноября. Во время зимних оттепелей споруляция может возобновляться (третья декада декабря). В жаркий период (середина лета) активность споруляции возрастает.

Phellinus tuberculosus Гриб отмечен на восьми плодовых косточковых породах, которые широко распространены в Крыму. Исследования проводились на *Cerasus mahaleb* в течение одного года. У гриба четко установлено два периода активной споруляции. Первый начинается со второй-третьей декады января и заканчивается в конце мая. Второй начинается с середины сентября и заканчивается в конце года. Во все летние месяцы отмечен период полного покоя. Запас споровой массы на растениях может быть очень большим, так как плодовые тела располагаются обычно сплошными лентами на стволах и скелетных ветках.

Phellinus pini Трутовый гриб, вызывает стволовую гниль у средневозрастных, спелых и перестойных деревьев. В Крыму отмечен на шести наиболее распространенных видах рода *Pinus*. Исследования проводились на *P. pinea* и *P. halepensis*, последний вид чаще и в более раннем возрасте поражается этим грибом. Сезонное развитие гриба существенно отличается от описанных выше трех видов *Phellinus*. Споруляция наблюдается практически на протяжении всего года, однако насчитывается от пяти до восьми периодов покоя продолжительностью от одной до пяти декад. Общая продолжительность споруляции составляет 17-23 декады в зависимости от растения-хозяина, стадии развития гриба и климатических параметров. У обоих растений она примерно равна, однако при одинаковом развитии грибов активность споруляции на *Pinus pinea* примерно в пять раз выше, чем на *Pinus halepensis*.

Inonotus hispidus. Однолетний трутовый гриб, вызывает стволовую гниль у растущих деревьев. Отмечен на 19 видах лиственных пород. Одним из основных растений-хозяев является *Fraxinus oxycarpa*, на котором и проводили наблюдения. Продолжительность споруляции составила всего четыре декады, она наблюдалась в августе и первой декаде сентября. В некоторых случаях мы наблюдали развитие грибов этого вида на других растениях на один-два месяца позже. Интенсивность споруляции очень высокая. Количество выпавших спор в 1,5-2 раза больше, чем у *Phellinus torulosus*, в 5-6 раз больше чем у *Phellinus pini*, в 10 раз больше чем у *Phellinus tuberosus*. Сразу же после окончания споруляции гриб активно разрушается насекомыми. В благоприятные периоды плодовые тела могут вырастать в одном и том же месте ежегодно, в неблагоприятные - через один, два или несколько лет.

Antrodia juniperina. Узкоспециализированный гриб, вызывающий стволовую гниль у *Juniperus excelsa*. Продолжительность периода споруляции составляет 11-14 декад, начало ее приходится на первую декаду марта, конец - на третью декаду декабря. В течение этого срока наблюдается пять периодов покоя, длящихся от одной декады (весной и осенью) до двух-семи (летом). Во второй и третьей декадах июля во всех опытах на протяжении двух лет не отмечено споруляции. Из всех рассматриваемых видов трутовых грибов активность *Antrodia juniperina* самая низкая, что, вероятно, связано с коротким периодом жизни плодового тела.

Ganoderma applanatum. Один из наиболее распространенных трутовых грибов, вызывающий корневую гниль у растущих деревьев, отмечен на 60 видах древесных и кустарниковых пород. Динамика споруляции изучалась на *Phillyrea latifolia* и *Poncirus trifoliata*. Начало споруляции приходится на третью декаду марта, она непрерывно продолжается 20-28 декад, конец ее (самый поздний) отмечен во второй декаде декабря. В отдельные теплые зимы наблюдается слабое

спороношение гриба (0,1-0,2 %) в течение одной-двух декад. Пик споруляции приходится на первую-вторую декады июня и вторую декаду сентября - первую декаду октября. Гриб продуцирует большое количество спор, примерно в 100-200 раз больше, чем самые продуктивные из уже рассмотренных семи видов грибов. С уменьшением площади питания резко (в 5-10 раз за четыре года) снизилась и его активность. Споруляция трутовых грибов в значительной степени зависит от температуры и влажности воздуха (Бондарцев, 1936, Гудмагарашвили, 1977; Orlos, 1958).

С целью выяснения общих закономерностей сезонной динамики споруляции *Phellinus torulosus* и *Ganoderma applanatum* в зависимости от метеоусловий была использована процедура закругления шкалы измерения этих величин. Благодаря этому удалось сгладить кривые зависимостей одной исследуемой величины от другой и исключить влияние артефактов. Для этого было проведено ранжирование исходных данных по следующей схеме: а) пределы варьирования каждой величины были разбиты на интервалы (классы); б) каждому классу присваивался порядковый номер, ранг; в) количество рангов равнялось трем, то есть соответствующие классы отвечают условным значениям признаков "низкая споруляция" (1), "средняя" (2), "высокая" (3).

Результаты преобразований представлены в *таблице 9-2*, где X, Y, и Z равны частотам встречаемости показателей низкой (X), средней (Y) и высокой (Z) динамики споруляции при метеоусловиях в заданной области изменения.

Например, на *Phillyrea latifolia* при $t > 20^\circ$, уровне осадков $10 < h < 40$ мм зарегистрированы только случаи высокой споруляции трутовика, всего три, при $N \geq 10000$, то есть соответствующий вектор имеет вид (0, 0, 3). При $t > 20^\circ$ и осадках $h > 40$ мм споруляция не отмечена (0, 0, 0). Если данные наблюдений рассматривать не за весь год, а по сезонам, например за лето - осень, зона активной споруляции находится в тех же температурных пределах.

Нивелирование качественно разнородного материала стало возможным благодаря использованной схеме преобразований на основе метода ранжирования (Жуковский и др. 1976, Закс, 1976). Он позволяет сделать вывод о границе критической области или зоны риска, то есть определить область метеоусловий, благоприятствующих наиболее интенсивной споруляции трутовиков, температура $10 < t < 20^\circ$ и осадки 0-40, реже > 40 мм. В научной литературе имеется информация о том, что развитие гриба *Ganoderma applanatum* при 10° прекращается (Мухин, Степанова, 1975).

Рассматривая в целом сезонную динамику споруляции семи важнейших трутовых грибов, можно отметить их сходство: это две декады покоя в июле (II и III) (*рис. 9-4*). Во всех остальных случаях у каждого вида гриба имеются свои особенности развития.

Таблица 9-2. Динамика споруляции трутовых грибов на питающих растениях в зависимости от метеоусловий

Осадки, мм	Температура, °C									
	0-10			10-20			20			
	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	
<i>Phellinus torulosus (Cupressus sempervirens)</i>										
0-10	1	0	0	4	2	2	0	3	1	0<X<200
10-40	1	0	0	1	1	1	0	3	0	200<Y<1000
40	3	0	0	1	1	0	0	0	0	1000<Z<∞
<i>Phellinus torulosus (Arbutus andrachne)</i>										
0-10	1	0	0	3	5	0	0	0	4	0<X<100
10-40	1	0	0	1	2	0	0	1	2	100<Y<1000
40	3	0	0	1	0	1	0	0	0	1000<Z<∞
<i>Ganoderma applanatum (Phillyrea latifolia)</i>										
0-10	1	0	0	0	4	4	0	1	3	0<X<500
10-40	1	0	0	0	2	1	0	0	3	500<Y<10000
40	3	0	0	0	2	0	0	0	0	10000<Z<∞
<i>Ganoderma applanatum (Poncirus trifoliata)</i>										
0-10	1	0	0	2	4	2	0	4	0	0<X<100
10-40	1	0	0	0	3	0	0	1	2	100<Y<10000
40	3	0	0	1	1	0	0	0	0	10000<Z<∞

9.3 Суточная динамика споруляции

При изучении суточной динамики споруляции споролотовушки необходимо менять через каждые 2 часа в течение 24 часов. В это же время измеряется температура и относительная влажность воздуха. В качестве примера приведем сведения о суточной динамике споруляции грибов *Ganoderma applanatum* и *Phellinus torulosus*. Наблюдения проводились весной во время высокой активности грибов и осенью, когда споруляция у грибов замедлялась. Подсчет спор осуществлялся на участке споролотовушки площадью 1 см² (рис. 9-5, рис. 9-6, рис. 9-7).

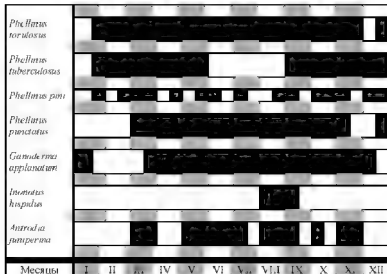


Рис. 9-4. Сезонное развитие важнейших трутовых грибов в Крыму

При изучении суточной динамики споруляции *Ganoderma applanatum* на растении *Phillyrea latifolia* отмечено, что активность ее в весенние месяцы выше с 6 до 10 и с 20 до 22 часов. Она в два - три раза выше чем в дневное время, что подтверждается данными других исследователей (Sreeramulu 1963). Для весеннего периода характерна обратная корреляционная зависимость динамики споруляции от температуры и влажности воздуха $r = -0,82$. Максимальная споруляция отмечена при 78-80% влажности (300-800 спор на ловушку), минимальная при 50% (25-30 спор на ловушку). Такая же тенденция в мае наблюдается и у *Phellinus torulosus*, интенсивность же споруляции на один-два порядка ниже, чем у предыдущего вида.

Корреляционная зависимость между абиотическими показателями и динамикой споруляции в осенний период для плюсового трутовика (*G. applanatum*) низкая, $r = 0,31$. Споруляция бугристого трутовика (*Ph. torulosus*) в этот день не отмечена. Суточный эксперимент показал, что при изучении динамики споруляции трутовых грибов недостаточно учитывать одни погодные условия. Необходимо провести поиск и других факторов, связанных, вероятно, с физиологией растений. В частности, при изучении суточной динамики споруляции отмечено, что во всех пяти вариантах опыта повторяется одна и та же закономерность, не связанная с влиянием погодных условий. Это повышение активности гриба в утреннее (до 10 часов) и предвечернее (до 22 часов) время. Вероятно, в

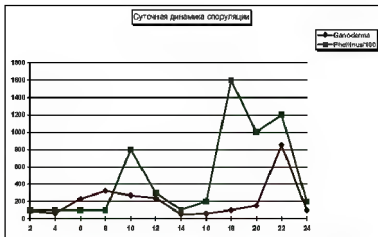


Рис. 9-5. Суточная динамика споруляции трутовых грибов *Ganoderma applanatum* и *Phellinus torulosus*. Опытные растения – *Phillyrea latifolia* (*Ganoderma*), *Arbutus andrachne* (*Phellinus*), 27-28.05. 1987 г., Крым, Никитский ботанический сад

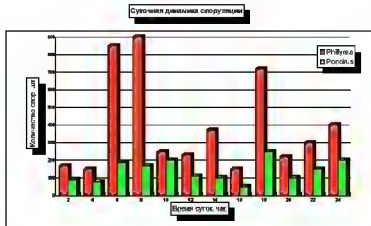


Рис. 9-6. Суточная динамика споруляции трутового гриба *Ganoderma applanatum* на *Poncirus trifoliata* и *Phillyrea latifolia*, 21-22. 09. 1989 г., Крым, Никитский ботанический сад

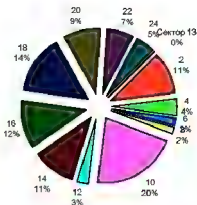


Рис. 9-7. Суточная динамика споруляции трутового гриба *Phellinus torulosus* 21-22.09.1989 г. в Никитском ботаническом саду. Опытное растение – *Cupressus sempervirens*

данном случае стресс-фактором, провоцирующим споруляцию, является изменение светового режима. Вопрос этот требует дальнейшего изучения.

Суточную динамику споруляции можно изучать в автоматическом режиме с помощью специально разработанного нами «Устройства для изучения динамики споруляции у трутовых грибов». Подробно об этом устройстве будет сказано в разделе о методах исследований.

10. Возраст растений и грибы

10.1 Микобиота молодых растений

Видовой состав грибов существенно зависит от возраста растений. С возрастом более четко проявляется дифференциация биотрофных грибов и сапротрофов, происходит смена доминантных видов, изменяется интенсивность развития грибов, формируется анаморфа и теломорфа. Эти процессы наблюдаются на всех без исключения растениях. Каждому возрасту растения соответствует свой определенный набор грибов. Например, на молодых растениях вы никогда не найдете трутовых грибов, так же, как на стволах старых деревьев маловероятно нахождение микромицетов. По характеру развития на растениях тех или иных видов или групп грибов их можно разделить на несколько возрастных категорий.

Микобиота молодых растений В эту группу входят древесные растения до 20 лет. Основной отличительной чертой этой группы является то, что вся крона растения, включая ствол и корни, представляет собой экологическую нишу только для микромицетов. Основные трутовые грибы порядка *Aphyllorphales*, за редким исключением, на древесине растений этого возраста не встречаются. Двадцатилетний промежуток времени для растения большой, и микобиота 2-летних растений отличается по видам и родам грибов от микобиоты 20-летних. Поэтому мы считаем целесообразным рассмотреть особенности формирования грибов отдельно на сеянцах, саженцах и 10-летних растениях.

Что из себя представляет *сеянец* с точки зрения структурной организации? Это, по сути дела, один недифференцированный однолетний побег законченного цикла развития, или побег текущего прироста. Микобиота такого растения соответствует микобиоте однолетнего побега взрослого дерева или микобиоте симуляционного побега (рис. 10-1). У лиственных пород, преимущественно у интродуцированных растений, это будет один из грибов рода *Phoma*, *Camarosporium*, *Hendersonia*. Если растение имеет низкую адаптацию, то на нем будут доминировать грибы семейства *Melanconiaceae* или *Moniliaceae*. У хвойных растений многих аборигенных пород эту экологическую нишу занимают специализированные к данному виду растения грибы. Если сеянец успешно развивается на протяжении вегетационного периода и погиб в период покоя, его микобиота будет не такой, как у растения, погибшего в период вегетации. В первом случае на сеянцах будут доминировать грибы порядка *Sphaeropsidales*, во втором - семейства *Moniliaceae*.

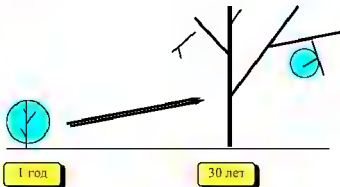


Рис. 10-1. . Микобиота однолетнего сеянца соответствует микобиоте однолетнего побега взрослого дерева

У *саженцев* крона уже слабо дифференцирована по типам ветвления. От того, насколько она дифференцирована, зависит видовой состав грибов, которые можно выделить в кроне растения. В идеале каждому типу ветвления на древесном растении соответствует один вид гриба. Так же, как и у сеянцев, микобиота саженцев соответствует микобиоте побегов взрослого дерева. Например, микобиота 5-летнего саженца будет соответствовать микобиоте побегов III-IV порядков взрослого дерева (рис. 10-2). Видовой состав грибов, как по видам, так и по родам у саженцев богаче, чем у сеянцев. В кроне растения может быть до трех видов только биотрофных грибов, в то время как у сеянцев один.

У древесных растений в возрасте от *10 лет и старше* обычно уже полностью сформирована крона, наблюдается четко выраженная дифференциация побегов по типам ветвления. Видовой состав грибов на таких растениях гораздо богаче и представлен как анаморфами, так и теломорфами. На растениях же до 10 лет грибы встречаются преимущественно в стадии анаморфы. Микобиота саженцев этой возрастной группы может насчитывать 5-7 видов биотрофных грибов из разных родов и соответствовать микобиоте побегов I-IV порядка взрослого дерева (рис. 10-3).

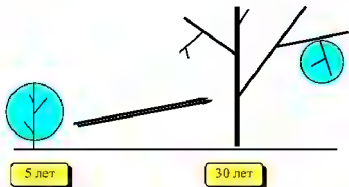


Рис. 10-2. Микобиота 5-летнего саженца соответствует микобиоте 5-летних побегов взрослого дерева, или побегам III-IV порядков ветвления

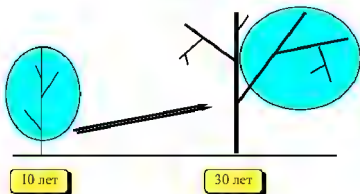


Рис. 10-3. Микобиота 10-летнего саженца соответствует микобиоте побегов I-IV порядков ветвления

Для лиственных пород это преимущественно грибы из родов *Phoma*, *Hendersonia*, *Camatosporium*, *Diplodia*, *Sphaeropsis*, *Phomopsis*, *Cytospora*. В зависимости от степени адаптации растения могут встречаться грибы всех перечисленных родов или доминировать несколько видов. У аборигенных пород и интродуцентов с высокой степенью адаптации экологическую нишу - побеги I-IV порядков - могут

занимать другие виды (роды) грибов, обычно это специализированные грибы.

Для микромицетов и, в частности, биотрофных видов существует предельный возраст растения или побегов, на которых они могут развиваться. Они предпочитают молодые побеги. Видовое разнообразие и частота встречаемости их выше на побегах IV порядка, чем на побегах I порядка. У биотрофов митоспоровых грибов эта тенденция выражена не так сильно, как у тех грибов, развитие которых протекает в сумчатой стадии (табл. 10-1).

Таблица 10-1. Соотношение биотрофных и ксилотрофных микромицетов на побегах древесных растений, в %.

Экологические ниши	Митоспоровые грибы		Ascomycotina	
	биотрофы	сапротрофы	биотрофы	сапротрофы
Побеги IV порядка	95	5	73	27
Побеги III порядка	94	6	67	33
Побеги II порядка	90	10	59	41
Побеги I порядка	82	18	44	56

Если у митоспоровых грибов частота встречаемости грибов на побегах I и IV порядков колеблется в пределах 5-10 %, то у грибов подотдела Ascomycotina этот показатель достигает 40-50 %. Снижение численности биотрофных видов на побегах I порядка и увеличение доли сумчатых грибов свидетельствует о том, что эта группа грибов имеет возрастную эконишу, 15-20 лет. Это хорошо подтверждается и на примере сапротрофных микромицетов, численность которых увеличивается на побегах I порядка обратно пропорционально биотрофным видам.

Грибы, приуроченные к кроне растения, не формируют плодовых тел на побегах старше 20 лет. Развитие многих микромицетов прекращается уже на 15-летних побегах. Это относится к видам первой и второй группы специализированных биотрофных грибов и не связано с происхождением растения и его жизненной формой. В зависимости от степени усыхания или ослабления хозяина гриб на растениях одного возраста может занимать разные экологические ниши. В качестве примера покажем распространение гриба *Cenangium abietis* по кроне растения. Этот гриб является специализированным видом на растениях рода *Pinus*, произрастающих в естественном арсале. По мере усыхания дерева гриб распространяется по кроне, и на 20-летних экземплярах эта картина выглядит так, как на (рис. 10-4).



Рис. 10-4. Пространственное распространение гриба *Cenangium abietis* в кроне 20-летнего растения *Pinus pallasiana* в зависимости от степени усыхания растения (Крым)

Гриб *Cenangium abietis* всегда присутствует на растениях *Pinus pallasiana*, и его всегда можно найти на отмерших 1-3-летних побегах в нижней части кроны (1 балл). По мере усыхания растения гриб постепенно переходит на побеги старшего возраста. Слабое (2), среднее (3) и сильное (4) усыхание растения влечет за собой распространение гриба по побегам III, II и I порядков. На полностью отмерших растениях (5) гриб распространяется по всей кроне и переходит на ствол, достигая 15-17-летней древесины. Интенсивность развития гриба на побегах и штамбе растения разная: на молодых 1-10-летних побегах она достигает 5 баллов, когда весь побег покрывается плодовыми телами гриба; на штамбе — 2-3 балла. Причем, на штамбе вызревание плодовых тел наблюдается не более чем в 50 % случаев, что свидетельствует о возрастной границе этой экологической ниши.

Что касается растений, у которых экологические ниши заняты разными видами грибов не первой, а второй группы специализированных видов, то возрастные границы довольно четко определяются телеоморфами. Для большинства интродуцированных древесных растений в Крыму это грибы из родов *Valsa* и *Diaporthe*, которые являются телеоморфами *Cytospora* и *Phomopsis*. Грибы этих родов, по-видимому, являются последними в ряду биотрофных микромицетов, которые распространены в кронах древесных растений и которые

определяют максимальный возраст экологической ниши для этой группы грибов. У растений с низкими адаптивными способностями или произрастающих в неблагоприятных условиях критическая возрастная граница экологической ниши обычно представлена сразу телеоморфой. У растений с высокой степенью адаптации, у многих аборигенных видов переход от одной экологической ниши к другой более плавный, в зависимости от возраста побега формируется анаморфа или телеоморфа.

На 12-летних побегах *Crataegus pojarkovae* грибы распределяются следующим образом (рис. 10-5). Экологическую нишу от 1 до 3 лет занимает гриб *Sphaeropsis demersa*, а эконишу от 3 до 12 лет *Cytospora leucosperma*. Причем, на побегах в возрасте от 3 до 6 лет гриб встречается исключительно в стадии анаморфы, от 9 до 12 — только в стадии телеоморфы. Постепенный переход от одной стадии к другой зафиксирован на отрезке 6-9 лет, здесь наблюдается примерно равное соотношение анаморфы и телеоморфы. Этот случай не единичный, и мы неоднократно наблюдали аналогичную картину на многих видах растений.



Рис. 10-5. Распределение микромицетов в 12-летней экологической нише *Crataegus pojarkovae* (Крым, Карадагский государственный заповедник)

На растениях старше 20 лет микромицеты встречаются на побегах III-IV порядков, причем интенсивность развития грибов невысокая вследствие перехода побегов II порядка в скелетные ветки и стволы и более высокой адаптации побегов III-IV порядков (рис. 10-6).

Митоспоровые грибы		Ascomycotina		Basidiomycotina	
Биотрофы	Ксилотрофы	Биотрофы	Ксилотрофы	Stereaceae	Aphyllorphoraceae
1	2	3	4	5	6
СТАДИИ СУКЦЕССИИ					

Рис. 10-6. Сукцессионный ряд грибов на 20-летних побегах древесных растений и место ксилотрофных видов по стадиям сукцессий (№ 4, 5)

10.2 Микобиота средневозрастных растений

К категории средневозрастных мы относим растения в возрасте от 20 до 40 лет. В это время происходит структурная перестройка растений. Побеги I порядка становятся скелетными ветками и даже стволами. По всей кроне уменьшается доля побегов I-IV порядков. Если у молодых особей она достигает 90-95 %, то у средневозрастных этот показатель не превышает 50 %, и с увеличением возраста растения он снижается. При этом качественно изменяется и состав грибов на растении: уменьшается доля биотрофных видов, увеличивается количество ксилотрофов (рис. 10-7). Наиболее распространенными микромицетами в Крыму являются сумчатые грибы из родов *Diatrype*, *Diatrypella*, *Hysterium*, *Lopadostoma*, *Melanomma*, *Ustulina* и др., то есть грибы, относящиеся к подклассу *Pyrenomycetes*. Естественно, что у каждого вида растения могут быть и свои специализированные ксилотрофы - микромицеты и их разнообразие будет зависеть от растения-хозяина и степени его адаптивности. Естественными в этой возрастной экологической нише будут ксилотрофные грибы подотдела *Basidiomycotina* из родов *Petrophora*, *Stereum*, *Vuilleminia*. Это основная группа базидиальных грибов, которые встречаются преимущественно на 20-30-летних стволах. На взрослых древесных растениях грибы этих родов могут встречаться и на побегах I-IV порядков. В сукцессионном ряду они следуют сразу за сумчатыми ксилотрофными микромицетами.

Возраст растений, лет

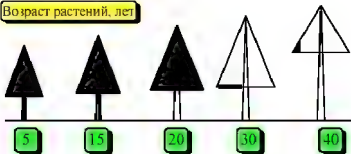


Рис. 10-7. Распределение микромицетов в кронах древесных растений в зависимости от их возраста.

10.3 Микобиота взрослых растений

К этой группе мы относим растения в возрасте от 40 до 80 лет. Характерной чертой этой возрастной группы является появление на них ксилотрофных базидиальных грибов. Среди них следует различать две группы: истинные ксилотрофы, или грибы-полифаги, развивающиеся на мертвом растительном субстрате, и специализированные базидиальные грибы, являющиеся индикаторами “старческих” болезней растений. Различаются эти группы грибов по занимаемым ими экологическим нишам и по специализации к растениям. Обычные ксилотрофы не имеют четко выраженной трофической экологической ниши, круг питающих растений у них довольно широкий, обычно он выходит за пределы рода или семейства растений. К таким грибам относятся *Laetiporus sulphureus*, *Fomes fomentarius*, *Inonotus hispidus*, *Polyporus squamosus*, *Cerrena unicolor*, *Coriolus versicolor* и другие. Это фоновые трутовые грибы-полифаги, обычные для Крыма. В других географических или ботанико-географических зонах состав фоновых трутовиков будет иным, и он довольно легко устанавливается при рекогносцировочном обследовании территории.

Специализированные трутовые грибы устанавливаются по приуроченности их к конкретному виду растения. Каждое растение имеет свой индивидуальный состав трутовых грибов. Он включает специализированные грибы двух типов: однолетние и многолетние. В зоне естественного ареала, в условиях оптимального существования вида доминируют многолетние трутовые грибы, на его границах

однолетние. За пределами естественного ареала у многих интродуцентов трутовые специализированные грибы не встречаются. Исключение составляют лишь некоторые хвойные породы, в частности, виды рода *Pinus*, у которых возможно появление специализированных трутовых грибов в зоне интродукции.

Первое появление трутовых специализированных грибов приходится на период климакса растений, точнее на его начало. О достижении насаждением пика климакса будет свидетельствовать численность растений с трутовыми грибами в популяции не менее 50 %. Она повышается с возрастом растений. Так в популяции эндемичного крымского вида *Pinus stankevici* первое появление сосновой губки *Phellinus pin* отмечено на растениях в возрасте 100 лет (17 %). В возрасте 120 лет этот показатель составил уже 33 %, в 140 лет — 50 %, в 160 лет — 66 %, в 200 лет — 100 %. Для других видов растений с другой продолжительностью жизни сроки появления трутовых грибов и их численность будут иными. В Лесостепи Украины *Quercus robur* достигает возраста 500-700 лет. Появление гриба *Phellinus robustus*, являющегося специализированным видом этого растения, отмечено со 120 лет — 4 %, в 150 лет их уже 7,7 %, в 160 лет — 17,6 % (Дилторик, Кориченко, 1988). То есть с возрастом увеличивается число особей, на которых встречаются трутовые специализированные грибы. Максимальной численности они достигают в спелых и перестойных насаждениях, что в природе является нормой.

У интродуцированных лиственных пород трутовые специализированные грибы обычно не встречаются. Наиболее распространенными на них являются грибы-полифаги, как многолетние, так и однолетние. Возраст растений, на которых они встречаются, в три-пять раз ниже, чем на растениях в естественном ценозе.

Интересным является и тот факт, что появление на растениях специализированных трутовых грибов и грибов-полифагов совершенно не зависит от внешнего инфекционного фона. Развитие их может наблюдаться при полном отсутствии источника инфекции по достижении растением определенного возраста, и логично было бы предположить, что эти грибы находятся в растении в латентном состоянии. Это подтверждается и наблюдениями Б.К. Флерова (1964), который занимался выделением грибов из древесины *Fagus orientalis*. Основные специализированные дереворазрушающие грибы им были выделены из древесины, возраст которой составлял 150 лет.

10.4 Микобиота старых растений

Признаком этой группы растений является нахождение на них большой группы трутовых грибов-деструкторов. Они характеризуются большим видовым разнообразием и могут быть представлены как однолетними, так и многолетними видами. В лесах Крыма это такие виды, как *Cerrena unicolor*, *Coriolus hirsutus*, *Coriolus versicolor*, *Funaria*

gallica, *Hericium coralloides*, *Ischnoderma resinaceum*, *Oudemansiella mucida*, *Pleurotus ostreatus*, *Pholiota squarrosa* и другие. Для старых и перестойных растений в естественном ценозе характерно нахождение гораздо большего числа видов специализированных трутовых грибов, приуроченных к конкретным экологическим нишам. Например, на *Pinus pallasiana* в Крыму только на перестойных растениях можно встретить одновременно *Phellinus pin* на стволах и *Phaeolus schweinitzi* на корнях; на *Juniperus excelsa* — *Antrodia juniperina* на ветках и *Pyrofomes demidofii* на стволах; на *Quercus petrae* — *Phellinus robustus* на стволах и *Fistulina hepatica* или *Inonotus dryadeus* на корнях.

В искусственном ценозе такой дифференциации грибов на растениях по экологическим нишам и такого видового разнообразия грибов нет. Здесь продолжается развитие уже известных видов-полифагов при увеличении численности плодовых тел на старых экземплярах. К таким грибам относятся *Fomes fomentarius*, *Ganoderma pfeifferi*, *Inonotus hispidus*, *Polyporus squamosus*, *Laetiporus sulphureus* и другие. На интродуцированных растениях в 10 раз чаще, чем на аборигенных, встречаются трутовые грибы-полифаги, вызывающие корневые гнили у растущих деревьев. В лесах Крыма выявлено 19 видов таких грибов, из которых только 5 видов приурочены к аборигенным растениям. Обычно у них широкий круг питающих растений, возраст поражаемых растений в искусственном ценозе в 3-5 раз ниже, чем в естественном. К таким грибам относятся *Phellinus torulosus*, *Ganoderma applanatum*, *Phylloporia ribis*, *Fomitopsis cytisina*, *Armillaria mellea* и другие.

Трутовый гриб	Класс возраста растений									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Phylloporia ribis</i>										
<i>Heterobasidion annosus</i>										
<i>Pyrofomes demidofii</i>										
<i>Phellinus torulosus</i>										
<i>Phellinus robustus</i>										
<i>Phellinus pin</i>										
<i>Fomes fomentarius</i>										
<i>Inonotus hispidus</i>										

Рис. 10-8. Сроки появления и продолжительность развития плодовых тел основных трутовых грибов в Крыму

Таблица 10-2. Сукцессионный ряд ксилотрофных грибов на древесных растениях в различных зонах их ареала

Ряд	Группа ксилотрофных грибов	Рода грибов
Зона оптимума		
1	Трутовики многолетние, специализированные по видам растений	<i>Phellinus</i> , <i>Pyrosomes</i> , <i>Antrodia</i>
2	Трутовики многолетние, специализированные по родам растений	<i>Daedalea</i> , <i>Coriolellus</i> , <i>Lenzites</i> , <i>Heterobasidion</i>
3	Трутовики многолетние, специализированные по семействам растений	<i>Abortiporus</i> , <i>Daedaleopsis</i> , <i>Phacolus</i>
4	Трутовики многолетние - полифаги	<i>Phellinus</i> , <i>Fomes</i> , <i>Fomitopsis</i>
Зона адаптации		
5	Трутовики однолетние, специализированные по родам растений	<i>Inonotus</i> , <i>Polyporus</i> , <i>Fistulina</i>
6	Трутовики однолетние, специализированные по семействам растений	<i>Inonotus</i>
7	Трутовики однолетние - полифаги	<i>Polyporus</i> , <i>Pleurotus</i>
Зона интродукции		
8	Ксилотрофные макромицеты	<i>Oudemansiella</i> , <i>Flammulina</i> , <i>Pholiotia</i> , <i>Schizophyllum</i>
9	Ксилотрофы-деструкторы базидиальные	<i>Coriolus</i> , <i>Cerrena</i> , <i>Funaria</i> , <i>Vuilleminia</i>
Зона дискомфорта		
10	Слабые ксилотрофы базидиальные	<i>Byssomerulius</i> , <i>Stereum</i> , <i>Periophora</i> , <i>Vuilleminia</i>
11	Ксилотрофы микромицеты сумчатые	<i>Diatrype</i> , <i>Diatrypella</i> , <i>Aylaria</i> , <i>Sarcoscypha</i> , <i>Daldinia</i>
12	Ксилотрофы деитеромицеты	<i>Tubercularia</i> , <i>Fusarium</i>

Продолжительность развития трутовых грибов зависит от жизненной формы и происхождения растения. У кустарниковых пород этот период короткий, 10-20 лет, у древесных растений он может достигать 100-150 лет. Сроки появления и продолжительность развития основных трутовых грибов в Крыму показаны на рисунке 10-8.

Анализируя ксилотрофную микобиоту взрослых растений нетрудно заметить, что существует определенная иерархия появления

тех или иных групп трутовых грибов. Порядок появления грибов является единым для всех растений. Очередность появления грибов зависит от происхождения растений и расположения их в ареале (табл. 10-2).

Таким образом, на древесных растениях можно выявить до 12 групп ксилотрофных грибов, из которых 10 относится к базидиальным грибам, 2 — к сумчатым и несовершенным. Общее же количество видов трутовых грибов, которые можно обнаружить на древесных растениях, достигает 100-150. На лиственных древесных растениях видовое разнообразие трутовых грибов всегда выше (75 %), чем на хвойных (25 %). Зато у хвойных специализированные виды трутовых грибов всегда доминируют над полифагами.

11. Микобиота аборигенных и интродуцированных растений

11.1 Микобиота аборигенных растений

Если сравнивать микобиоту аборигенных и интродуцированных растений в любом географическом районе земли то видно, что она всегда богаче в естественных ценозах. Богатство это выражается прежде всего в большом видовом разнообразии грибов независимо от вида древесных растений или их жизненной формы. Причем, видовое разнообразие аборигенов имеет свои специфические черты, которые отсутствуют у интродуцентов. Это доминирование специализированных видов грибов во всех экологических нишах и наличие длинных сукцессионных рядов. Благодаря этому, в конечном итоге, обеспечивается относительное богатство грибов на древесных растениях. Но что только одна сторона вопроса, имеются и другие факторы, от которых зависит видовое разнообразие грибов той или иной группы растений.

По нашим наблюдениям, микобиота аборигенных растений в 3-5-10 раз богаче, чем у интродуцентов. Она мало зависит от количества исследуемых растений, больше от степени или тщательности их изученности. Поэтому в разных географических районах эти показатели будут разные. В Крыму, например, соотношение изучавшихся местных растений и интродуцентов было 75 к 700 видам, а микобиота аборигенных видов оказалась в 5 раз богаче, чем у интродуцентов.

Изучать микобиоту древесных растений невозможно без прогнозирования находок грибов. Отсутствие грибов при одноразовом осмотре растения не является основанием для того, чтобы говорить, что это растение устойчиво и что на нем вообще нет грибов. Это очень распространенная ошибка многих фитопатологов, селекционеров, иммунологов, специалистов по защите растений, экологов. Ранее мы уже пришли к выводу о том, что грибок в растении существует в латентном состоянии и его действие проявляется при нарушении физиологических процессов. Неправильные выводы, сделанные на основе поверхностных анализов, влекут за собой неверную интерпретацию всего материала.

Длительное время среди микологов единственным методом для прогноза нахождения грибов был метод Бисби - Айнсворта (*Bisby Ainsworth, 1943*). Его основное положение состояло в том, что соотношение растений и грибов в целом на определенной территории должно быть равным 1:3. Эти цифры были получены путем сопоставления флор растений и грибов разных территорий земного шара. Английский миколог *Д. Хоксворт (1992)* после анализа современного состояния микобиоты земного шара, предлагает соотношение 1:6. Мы считаем, что количество видов грибов на древесных растениях гораздо больше. Например, на Кавказе на дубе выявлено 213 видов грибов, на буке 107, на грабе 60 (*Гусинов, 1989*). Аналогичных примеров можно

привести очень много. Практически по каждому виду растения можно привести список грибов, начного превышающий указанные выше цифры. Знание закономерностей формирования грибов на древесных растениях позволяет решить проблему прогноза появления грибов. Для этого рассмотрим те основные биологические признаки растений в естественном и искусственном ценозах, от которых зависит видовое разнообразие грибов.

Аборигенные виды. Во-первых, это естественные образования, которые возникли сотни тысяч лет назад и достаточно отселектированы природой. Каждый вид растения занимает свое место в насаждении или определенную территорию на земле. Все процессы в таких системах уравновешены, стабильно динамичны и защищены от влияния факторов внешней среды. Это касается и симбиотрофных микроорганизмов, в том числе и грибов, которые сформировались в союзы в результате длительной совместной коэволюции. Так как аборигенные растения находятся либо в зоне оптимума, либо в зоне адаптации, то есть в зоне естественного ареала, все экологические ниши у большинства видов заняты специализированными грибами первой группы. Ранее мы отмечали, что у аборигенных видов растений могут быть широкие экологические ниши, и тогда их занимают только специализированные грибы. Как минимум, по два специализированных вида только биотрофных грибов должно быть на вегетативных, генеративных, репродуктивных органах растений. И обычно они бывают представлены двумя стадиями развития: анаморфой и телеморфой. Это уже 10-12 специализированных биотрофных микромицетов. У сапротрофных микромицетов в зоне естественного ареала отмечается высокая специализация по растениям-хозяевам. Эта группа грибов в силу своей специфики представлена в основном сумчатыми видами, которых в кроне насчитывается не меньше 5-6. Таким образом, только на одном аборигенном растении сразу можно выявить 15-20 видов специализированных микромицетов.

Естественные насаждения состоят из популяций видов. Популяции неоднородны, они гетерогенны, разновозрастны, имеют сложную структуру. Поэтому и особи в популяциях будут по-разному реагировать на действие абиотических факторов. В составе популяции всегда будут сильные и слабые особи с разным набором биотрофных грибов. Поэтому в естественном ареале будет около 60-70% растений только со специализированными грибами по всем экологическим нишам и 30-40 % растений с дифференцированными нишами, заполненными специализированными грибами второй группы. Если прогнозировать грибы в стадии анаморфы и телеморфы только по 17 выделенным нами эконишам органам растений, то их уже будет насчитываться 25-35 видов. Это только биотрофных видов грибов. В каждой из этих ниш протекают еще и естественные сукцессионные процессы. Нами установлено, что в течение 3 лет в одной эконише (на побегах)

происходит последовательная смена 3-4 видов сапротрофных микромицетов (до стадии разложения с участием гифальных сапротрофов). Это еще 50-70 видов грибов. При этом не учитываются базидиальные дереворазрушающие грибы, которых на каждом виде растения в естественном ареале насчитывается до 5-7 специализированных видов, и до 10-20 видов-полифагов. В лесах Крыма таких базидиальных ксилотрофов-полифагов выявлено в целом около 50 видов.

Если насаждение сложное, микобиота его будет состоять из суммы видов грибов, выявленных на каждом виде растения. Грибы, относящиеся ко второй группе специализированных видов, и ксилотрофы-полифаги учитываются в целом по всему насаждению.

Формула расчета минимального количества грибов, выявленных на древесных растениях в естественном ареале, имеет следующий вид:

а) для конкретного вида растения

$$H = B + K + T,$$

где B - специализированные биотрофные виды грибов,
 K - ксилотрофные микромицеты с учетом суцессий по эконишам;
 T - трутовики специализированные и полифаги

б) для насаждения в целом

$$H = (B * n) + K + (T * n) + m,$$

где B - количество специализированных видов биотрофных микромицетов;

n - количество видов растений в насаждении;

K - количество ксилотрофных микромицетов по всем эконишам на растениях;

T - количество специализированных трутовых грибов,

t - количество трутовых грибов - полифагов

Согласно этим формулам, прогнозируется нахождение на каждой из естественно произрастающих в Крыму древесных пород не менее 130-140 видов грибов, в лесах Крыма - 1600-1700 видов. Цифры эти условные, для каждого вида растения они разные и находятся в пределах прогнозируемых величин.

11.2 Микобиота интродуцированных растений

Интродуценты. Это растения, выращиваемые за пределами своего естественного ареала. В эту категорию входят как аборигенные растения, но выращиваемые искусственным путем, так и виды, завезенные из других стран и континентов. Широкая и контрастная амплитуда центров интродукции требует особой классификации таких растений. Она не должна зависеть от района, где осуществляется опыт интродукции, то есть должна иметь универсальный характер. До настоящего времени интродуценты различались по их происхождению из определенной страны, региона, например с Кавказа, из Китая, Японии, или по приуроченности растений к флористическим областям земли. При

изучении микобиоты таких растений информация всегда будет носить частный характер применительно к конкретному месту интродукции. Общие же закономерности, тенденции при таком анализе трудно установить, так как в каждом новом месте интродукции микологическая информация будет другой. Мы предлагаем разделить интродуценты на три основные группы по признаку территориального их расположения.

Зональные интродуценты растения, интродуцированные в пределах одной ботанико-географической зоны, или искусственные насаждения из аборигенных пород в их естественном ареале, или растения, высаженные за пределами естественного ареала, но в одной ботанико-географической или геоботанической зоне. Если ареал растения занимает несколько ботанико-географических зон, то зональными интродуцентами будут все растения, выращиваемые искусственным путем в этих зонах.

Региональные интродуценты растения, интродуцированные из пределов одного географического района, сходного по характеру растительности и климату, или интродуцированные из отдаленных районов, расположенных на одной широте в пределах континента. По отношению к Крыму, это, например, Средиземноморье, Кавказ, Средняя Азия и т.п.

Континентальные интродуценты Это растения с других континентов, например, из Африки, Австралии, Южной Америки и др. По своему географическому положению такие интродуценты будут самыми датыными.

Правомерность такого разделения интродуцентов на три группы подтверждается характером формирования микобиоты на древесных растениях. У **зональных** интродуцентов формирование грибов происходит так же, как в зоне адаптации. Доминирующими здесь являются грибы, относящиеся ко второй группе специализированных видов. У растений четко выражена дифференциация экологических ниш для грибов. Большинство видов биотрофных микромицетов (в кроне) представлено телеоморфами. Сукцессионные ряды грибов в этих нишах полные, состоящие из 3-5 видов сапротрофных микромицетов, которые постепенно сменяют друг друга. На зональных интродуцентах возможно нахождение специализированных трутовых грибов, преимущественно однолетних. Но преобладающей группой все же будут грибы-полифаги. Прогнозируемое число видов грибов на зональных интродуцентах составляет около 100 видов.

У **региональных** интродуцентов формирование микобиоты происходит так же, как в зоне интродукции. Сохраняется высокая степень дифференциации экологических ниш на растениях одной группы и происходит их расширение на других. В кроне растения сидепитические побеги, пиевая и стволовая поросль, побеги IV порядка представляют одну эконишу. Скелетные ветки, верхняя часть ствола и побеги I порядка являются также одной эконишей для другого вида

гриба. На одном и том же растении возможно развитие нескольких, до 2-4 видов грибов одного рода. Развитие грибов в стадиях анаморфы и телеморфы происходит примерно в одинаковых пропорциях. Общее количество эконис у региональных интродуцентов, таким образом, сокращено и составляет не 17, как в естественном ареале, а не более 10. Доминируют здесь грибы, относящиеся ко второй группе специализированных видов. Это касается лиственных растений. У хвойных специализированные грибы первой группы представлены только телеморфами, или же наблюдается развитие викарных видов грибов и также в стадии телеморфы. Трутовые специализированные грибы практически полностью исчезают, распространение получают грибы-полифаги. Сукцессионные ряды у некротрофных микромицетов сокращаются до 2-3 видов. Прогнозируемое число находок грибов на региональных интродуцентах составляет около 50 видов.

У *континентальных* интродуцентов формирование микобиоты происходит по типу, который наблюдается в зоне дискомфорта культивируемого ареала. У таких растений широкие экологические ниши, бедный видовой состав биотрофных грибов, короткие сукцессионные ряды грибов в эконисах. Крона дерева практически не дифференцирована на эконисы, это одна сплошная ниша, которую занимает один вид гриба. Грибы на континентальных интродуцентах представлены преимущественно видами, которые характерны для органов растений с низкой адаптацией. Например, на древесных породах в зоне дискомфорта вместо грибов рода *Cytospora*, которые являются показателем относительно высокой адаптации органов, будут представители родов *Camarosporium*, *Diplodia*, которые в естественном ареале приурочены к 1-2-летним побегам. На некоторых видах растений, наименее приспособленных к месту интродукции, могут вообще не формироваться биотрофные грибы. В этом случае в эконисах происходит развитие только ксилотрофных микромицетов или же наблюдается III или IV вариант сукцессионных рядов. То есть, вместо 6-8 видов грибов в эконисе за определенный промежуток времени будет выявлено всего 1-2 вида. На континентальных интродуцентах вообще отсутствуют специализированные бивидиальные дереворазрушающие грибы. Преобладающими здесь являются представители семейств Corticiaceae, Stereaceae, Schizophyllaceae. Разнообразие трутовых грибов-полифагов также ограничено из-за того, что растения не достигают соответствующего возраста, при котором возможно развитие грибов этой группы. Прогнозируемое количество находок грибов на континентальных интродуцентах составляет около 20-30 видов.

11.3 Микобиота различных типов насаждений

Тип насаждения — это группа древесных растений, различная по составу и структуре, созданная искусственным путем и имеющая целевое назначение. В разных типах насаждений формирование грибов и их

развитие протекает по-своему. Эти индивидуальные черты формирования микобиоты зависят только от типа насаждения, а факторы внешней среды лишь усиливают эти процессы.

Парки городские. Целью этого типа насаждения является получение эстетического эффекта. В связи с этим насаждения создаются с помощью приемов, которые часто противоречат биологическим особенностям растений. Это определенный тип стрижки кустарников и обрезки деревьев, расположение растений без учета их аллелопатического взаимодействия, выращивание растений в не свойственных им почвенно-климатических условиях. В Крыму парки создаются почти исключительно из интродуцентов, преимущественно зональных и региональных. Микобиота таких растений представлена специализированными грибами второй группы. Многие виды грибов (некротрофы) имеют широкие экологические ниши и высокую интенсивность развития. Постоянная стрижка кустарников вызывает обильное развитие порослевых побегов, которые являются эконипей грибов на листьях: мучисто-росяных, вызывающих пятнистости, увядание. Жизнь растений в городских парках в 5-10 раз короче, чем в естественных условиях. Поэтому на них наблюдается обильное развитие трутовых грибов. Специализированные грибы, как правило, отсутствуют, доминируют трутовики-полифаги. В парках Крыма наибольшее распространение получили *Phellinus torulosus* и *Ganoderma applanatum*. Круг питающих растений у таких грибов очень широкий, и они встречаются в парках на 50 % растений любых жизненных форм.

Основные группы грибов в парках - это многолетние трутовики, вызывающие корковые гнили, и однолетние трутовики, вызывающие стволовые гнили. На хвойных растениях часто встречаются специализированные грибы первой группы. Этим, кстати, хвойные растения отличаются от лиственных. Возраст поражаемых трутовиками растений зависит от степени их адаптации. Характерной особенностью городских парков является очень высокая интенсивность развития биотрофных грибов. Многие растения имеют механические повреждения стволов, корней, что увеличивает вероятность их заражения. В парках растения находятся постоянно в стрессовом состоянии, которое создает человек. Без постоянного ухода эти растения быстро погибают.

Парки ландшафтные. Насаждения создаются по эколого-эстетическому принципу. Максимально учитывается биология и экология растений, что благоприятно отражается на их общем состоянии и долголетьи. Видовой состав растений не такой богатый, как в городских парках. Уход сводится к санитарной обрезке и удалению погибших растений. Стрижка не проводится, в связи с чем насаждение освобождается от целой группы болезней листьев и молодых побегов. Микобиота в ландшафтных парках представлена видами, относящимися ко второй группе специализированных грибов. Развитие грибов имеет среднюю, реже высокую степень интенсивности. Дифференциация

экзониш грибов на растениях выражена сильнее, чем в городских парках, но на отдельных видах они могут быть широкими. Большое видовое разнообразие наблюдается у трутовых грибов. Возможно преобладание многолетних трутовых грибов, вызывающих стволовые гнили, или их баланс с однолетними трутовиками. В ландшафтных парках сокращается количество видов грибов, вызывающих корневые гнили и число поражаемых растений. Возраст поражаемых трутовиками растений почти вдвое больше, чем в городских парках.

Парки мемориальные. Насаждения, содержанием которых является принцип патриотического, нравственного, духовного, исторического воспитания. Соответственно этой цели производится и подбор растений. Видовой состав растений в таких парках ограничен несколькими доминантными породами, остальные имеют подчиненное значение. Изысканность и строгость форм достигается тщательным подбором растений и регулярным уходом за ними. В таких парках очень редко наблюдается сильное развитие биотрофных грибов. Своевременная уборка больных и отмерших растений исключает развитие ксилотрофных грибов, как микромицетов, так и трутовиков. Основными в мемориальных парках являются грибы, вызывающие болезни листьев, преимущественно у кустарниковых пород. Появление этих грибов невозможно предотвратить никакими профилактическими мерами, оно связано с действием комплекса климатических факторов.

Городские насаждения имеют многоплановое содержание. Они выполняют функции эстетические, защитные, шумо- и газопоглощающие, почвоулучшающие и другие. Их целевая многоплановость определила и то, что растения одновременно подвержены воздействию множества факторов. Каждый из этих факторов неблагоприятно отражается на состоянии растений, а в комплексе они действуют угнетающе. Этот тип насаждения является самым неустойчивым, что выражается в массовом развитии биотрофных грибов во всех экологических нишах. Особенно сильное развитие грибов наблюдается на побегах и листьях древесных растений, микобиота этих ниш представлена викарными грибами или видами, относящимися ко второй группе специализированных грибов. Интенсивное развитие мучнисто-росяных и ржавчинных грибов наблюдается в расширенных экологических нишах. Это значит, что они распространены не только на порослевых побегах, но и на вегетативных, генеративных, часто встречаются на репродуктивных органах.

Стволы деревьев в городских насаждениях часто имеют механические повреждения коры. Места повреждений являются экзонишами трутовых грибов с кожистыми плодовыми телами из родов *Stereum*, *Coriolus*, *Cerrena*, *Auricularia*, *Corticium*. Из-за того, что растения не достигают возраста естественной старости, на них почти не встречаются специализированные трутовые грибы. Распространенными в этом типе насаждения являются, вызывающие стволовые гнили

однолетние трутовики из родов *Inonotus*, *Laeliporus*, *Polyporus*, *Leninus*. Возраст поражаемых растений в этом случае составляет 30-40 лет, что в 3-5 раз меньше, чем в естественных лесозах.

Постоящими источниками инфекции в городских насаждениях являются плодовые растения, которые часто используются в декоративном садоводстве, особенно в южных странах. Обильное развитие биотрофных грибов наблюдается на всех их органах уже начиная с 10-15 лет. А в 20-30 лет почти половина из них поражена трутовыми грибами. В Ялте (Крым) распространенность трутовых грибов среди плодовых растений достигает 30-40 %.

Объектами сильного развития грибов являются растения, которые подвергаются стрижке в летний период, здесь распространены грибы на листьях.

В местах сильной загазованности воздуха резко сокращается видовое разнообразие биотрофных грибов. Доминируют в этом случае ксилотрофные микромицеты из родов *Tubercularia*, *Fusarium*, *Coleophoma*, *Diatrypella*, *Diatrype*. То есть, на таких растениях распространен третий вариант сукцессионных рядов грибов.

Скверы входят в систему городских насаждений и представляют собой маленькие парки между улицами, зданиями. Отличаются большей ухоженностью и лучшим фитосанитарным состоянием, чем предыдущая группа. Характерным для таких насаждений является распространение грибов на листьях и репродуктивных органах. Микобиота побегов представлена специализированными грибами второй группы. Трутовые грибы встречаются редко, только на самых старых растениях.

Аллеи также могут быть элементами городских насаждений. Характерной их особенностью является то, что они создаются из одной древесной породы и являются, как правило, одновозрастными. Поэтому здесь будут доминировать грибы, присущие тому или иному возрасту этого растения. У растений в возрасте до 20 лет доминируют грибы на побегах и листьях. С 20 до 40 лет в отдельные годы возможны вспышки развития грибов на листьях. После 40 лет прогнозируется появление трутовиков-полифагов на стволах и корнях.

Арборетум Коллекция древесных видов, форм и сортов растений, собранная из разных районов земного шара. Предназначена для изучения биологии и экологии растений на протяжении длительного времени. Крупные коллекции растений — до 2-3 тысяч видов и форм создаются при научно-исследовательских и учебных институтах, небольшие — 300-500 видов — на опытных станциях. Последние еще называются дендрариями. Развитие грибов в таких насаждениях зависит от принципа их создания. Обычно применяют эколого-декоративный принцип создания таких насаждений, при этом максимально учитываются биологические свойства растений. Распространенным является и географический принцип, когда все растения определенной географической зоны высаживают на одном участке. Довольно часто

применяют способ создания коллекции биогруппами, когда растения одного семейства высаживают рядом. Смешанный тип создания искусственных насаждений объединяет три предыдущих и практикуется в местах длительного культивирования растений на малой площади.

Самое сильное развитие биотрофных грибов наблюдается при создании насаждений по принципу биогрупп. У интродуцентов одного семейства сходство микобиот по родам растений достигает 80-100 %. Поэтому даже одно больное растение в таком насаждении является источником инфекции для целого круга этого семейства. В таких насаждениях очень высока вероятность вспышки эпифитотий грибов на листьях, побегах, цветках. Интенсивность их развития обычно высокая.

Географический принцип создания насаждений также провоцирует интенсивное развитие грибов. Характер формирования микобиоты здесь такой же, как и в предыдущей группе. Интродуцированные из одного географического района растения в новых условиях имеют одинаковую степень адаптивности. Это, в свою очередь, определяет и состав микобиоты. В таких насаждениях наблюдается высокое сходство грибов на растениях разных видов. Микобиота формируется из специализированных видов второй группы. Старинные парки и арборетумы являются типичными местообитаниями почвенных гастеромицетов (рис. 11-1, рис. 11-2).

Слабее развиваются грибы в насаждениях, созданных по эколого-декоративному и смешанному типу. Наибольшее распространение здесь имеют виды, вызывающие различные пятнистости листьев. Мучнисторосяные и ржавчинные грибы встречаются в этом типе насаждений редко, на единичных видах растений.

Большого распространения в арборетумах достигают трутовые грибы, вызывающие корневые гнили. Так в Никитском ботаническом саду, коллекция которого насчитывает около 2000 видов древесных растений, выявлено 19 видов трутовых грибов, вызывающих корневые гнили у растущих растений, большинство из которых полифаги. Специализированные трутовые грибы встречаются очень редко, преимущественно на хвойных растениях.

Лесопарки. Представляют собой участки естественной растительности с примесью интродуцентов. Сочетание аборигенных растений и культивируемых может иметь самые разные пропорции. Лесопарками еще называют участки естественной и искусственной растительности, непосредственно примыкающие один к другому. Такое сочетание различных группировок растений специфически влияет на формирование микобиоты, в первую очередь на интродуцентах. Растения в естественном ценозе изначально являются источниками многих биотрофных грибов, в частности, видов, приуроченных к побегам. На ослабленных особях в естественном ценозе формируются специализированные грибы второй группы, а интродуценты как раз и являются теми нишами, в которых возможно развитие этих грибов.

Интродуценты, относящиеся к тому же типу жизненной формы, что и аборигенные, в сильной степени поражаются биотрофными грибами. Инфекционный фон аборигенных растений не влияет на интродуценты, если они относятся к иному типу жизненной формы. Близкое соседство аборигенных растений и интродуцентов может негативно отразиться на первых. Интродуценты являются источниками трутовых грибов, вызывающих корневые гнили. Аборигенные растения, расположенные поблизости от таких экземпляров, очень часто поражаются трутовиками. Например, в естественном ценозе в Крыму на *Arbutus andrachne* неизвестны специализированные трутовики на корнях.



Рис. 11-1. Гриб Myriostoma coliforme является индикатором почв, богатых гумусом в лесах и парках (Ялта, Ливадийский парк)

парках Южного берега Крыма из естественного ценоза сильно распространился *Arceuthobium oxycedri*, который выявлен на 20 видах растений семейства Cupressaceae в частности, из родов *Cupressus*, *Juniperus*, *Platycladus*. Процесс формирования микобиоты в этом типе насаждения показан на рисунке 11-3.



Рис. 11-3. Гипотетическая схема формирования микобиоты у древесных интродуцентов в парках Южного берега Крыма

Полезащитные насаждения. Формирование микобиоты в таких насаждениях зависит от характеристики лесорастительных условий, состава и структуры растительных группировок. Часто лесорастительные условия не соответствуют биологическим и экологическим свойствам

растений, поэтому этот тип насаждения биологически ослаблен. Здесь возможно сильное развитие биотрофных грибов на побегах, обычно эти грибы относятся ко второй группе специализированных видов. Филлофильные грибы не имеют широкого распространения. Бедным в полезащитных насаждениях является состав ксилотрофных базидиальных грибов. Специализированные трутовые грибы встречаются очень редко. Доминируют ксилотрофы с сухими кожистыми плодовыми телами из родов *Stereum*, *Corticium*, *Odontia*, *Peniophora*, *Vallelmnia*, *Schizophyllum*. Велика вероятность нахождения специализированных трутовых грибов на стволах плодовых растений. Мучнисто-росяные грибы в этих типах насаждений практически не встречаются.

Плодовый сад. Наибольшее распространение в этом типе насаждения имеют грибы, приуроченные к цветкам, плодам, листьям и побегам. Развитие той или иной группы грибов зависит от вида древесной породы и технологии ее выращивания. На плодовых растениях развитие грибов происходит в расширенных экологических нишах, поэтому видовой их состав небогатый. Микобиота представлена биотрофными видами, относящимися ко второй группе специализированных грибов. Интенсивность развития всех групп грибов самая высокая среди искусственных насаждений. Обычными на плодовых растениях являются находки разных видов грибов одного рода. Но чаще бывает, что вся крона представляет одну экологическую нишу, занятую одним биотрофным грибом. Своевременная обрезка отмерших побегов предупреждает развитие некротрофных грибов, и при тщательном уходе можно до минимума свести развитие грибов этой группы.

Ксилотрофные грибы, как микромицеты, так и базидиальные, распространены в плодовых садах очень редко. Отсутствие их объясняется быстрой ротацией растений уже в молодом возрасте.

Характерной особенностью является развитие грибов на листьях и цветках преимущественно в стадии анаморфы, а некротрофов на побегах в стадии телеоморфы. В плодовых садах обычны вспышки эпифитотий биотрофных грибов.

Лесные культуры. Однородные насаждения, созданные искусственным путем из местных или интродуцированных растений. Обычно это монокультуры, хвойные или лиственные, но часто бывают и смешанные насаждения. Как правило, растения одновозрастные. Такой тип насаждений определяет и особенности развития грибов. Наибольшее распространение в лесных культурах до 20 лет получили биотрофные грибы на побегах. Это относится как к лиственным, так и к хвойным растениям. Развитие грибов протекает у них по-разному. Формирование микобиоты на лиственных растениях происходит из специализированных грибов второй группы, а у хвойных из биотрофных грибов первой группы или викарных видов. Чем выше уровень специализации грибов на растениях, тем выше интенсивность их развития. Развитие грибов,

отнесенных ко второй группе специализированных видов, имеет обычно среднюю степень.

Лесные культуры являются идеальным объектом для возникновения эпифитотий биотрофных грибов. Эпифитотии чаще появляются на хвойных растениях, чем на лиственных. В лесных культурах, созданных в естественном арсеае культивируемого вида, эпифитотий не бывает. Местом возникновения эпифитотий являются зоны интродукции и дискомфорта культивируемого ареала растения. Чем дальше от зоны оптимума ареала находится растение, тем чаще наблюдаются эпифитотии, интенсивность развития грибов также резко возрастает. Причиной массового развития грибов в лесных культурах является нарушение технологии выращивания растений. Оно выражается в накоплении в насаждении ослабленных и больных растений выше установленной нормы. По нашим наблюдениям, если в лесных культурах насчитывается 50 % растений, у которых таксационные показатели ниже средних, вероятность вспышки эпифитотии очень высокая.

Лесные культуры, созданные в зоне интродукции и дискомфорта, никогда не достигают естественной старости. Срок жизни таких растений сокращается в 3-5-10 раз в зависимости от статуса интродуцента. Естественно, что специализированные грутовые грибы в лесных культурах встречаются очень редко. Контрольной экологической нишей, когда можно ожидать появления грутовых грибов на деревьях, является возраст растений 25-30 лет. В лесных культурах чаще других встречаются трутовики-полифаги, как на стволах, так и на корнях. Численность этих грибов может достигать высоких показателей. По сравнению с естественным ценозом их бывает в 5-10 раз больше, а возраст поражаемых растений в 3-6 раз ниже. Меньшее развитие биотрофных грибов всех групп наблюдается в смешанных насаждениях или в географических культурах.

Промышленные плантации. Этот тип растительности по своим характеристикам напоминает плодовый сад или лесные культуры. Естественно предположить, что развитие грибов будет происходить аналогичным образом. Отличительной чертой рассматриваемого типа насаждения является более интенсивный способ выращивания растений. Это полив, внесение удобрений, хорошо организованная химическая защита от вредителей и болезней. Поэтому развитие биотрофных грибов имеет обычно среднюю степень. Микобиота представлена видами грибов, отнесенных к первой и второй группам, эконизи грибов широкие. Трутовые грибы представлены видами из семейств *Telephoraceae*, *Stereaceae*, *Corticaceae*, *Schizophyllaceae*. Специализированные виды почти не встречаются.

Питомники. Специфические группы растений, возраст которых не превышает 1-3 лет. Это также сеянцы, выращенные из семян в возрасте до одного года. Основной причиной гибели таких сеянцев является инфекционное увядание. Оно вызывается

неспециализированными в растениях грибами и почвенными сапротрофами из родов *Fusarium*, *Pythium*, *Alternaria*, *Penicillium*. Развитие их носит характер эпифитотии, очень часто наблюдается 100%-ная гибель сеянцев. Избежать массового распространения этих грибов можно самыми простыми агротехническими приемами: глубокой вспашкой, протравливанием почвы и семян перед посевом, умеренным поливом и другое.

Неодревесневшая надземная часть растений может поражаться сапротрофными грибами, развитие которых происходит на травянистых растениях. Это, например, грибы из рода *Ramularia*. На листьях возможно сильное развитие грибов из семейств *Melanconiaceae*, *Moniliaceae*, а также видов, которые образуют плодовые тела на поверхности листьев, например, мучнисто-росяных. Развитие пикнидиальных биотрофных грибов на однолетних сеянцах из порядка *Sphaeropsidales* проблематично, обычно они встречаются на сеянцах и саженцах начиная со второго года жизни. Развитие грибов происходит преимущественно в стадии анаморфы. Ксилотрофные микромицеты встречаются редко.

Маточкики. Растения в возрасте 3-10 лет, полученные из сеянцев и оставленные в питомнике на доращивание. Развитие грибов у них наблюдается на листьях, очень редко на побегах. Другие группы грибов практически отсутствуют. Интенсивность развития грибов на листьях может быть очень высокой, что зависит от влияния климатических факторов. Доминирующими являются специализированные грибы второй группы из семейств *Melanconiaceae*, *Moniliaceae*. Некротрофные грибы на побегах представлены видами из порядка *Sphaeropsidales*. Интенсивность их развития обычно высокая.

Лес. Формирование микобиоты в естественных ценозах существенно отличается от того, что происходит в искусственных. Основными отличительными признакамиaborигенных растений являются: высокая специализация и видовое разнообразие грибов по видам и родам растений, невысокая интенсивность их развития, преобладание анаморфы над телеоморфой, узкие экологические ниши, доминирование многолетних грунтовых грибов над однолетними и другое. Наши наблюдения показывают, что оптимальная численность грибов какого-либо из биотрофных видов в популяции растений составляет от 3 до 7 %. Превышение этого показателя свидетельствует о том, что растительная система нарушена, и в ней возможны необратимые процессы.

11.4 Микобиота здоровых и ослабленных растений

Сначала необходимо определиться с понятием, что такое здоровое и что такое больное растение. На сегодняшний день критерием такой оценки растения является присутствие или отсутствие на нем грибов. При нахождении грибов на растении его считают больным или

ослабленным, при их отсутствии — здоровым. На этом принципе основана и иммунологическая оценка растений. Отнесение растения к той или иной категории состояния носит сугубо субъективный характер. Это скорее хозяйственная оценка растения, чем биологическая, и поэтому она не является объективной. Любой биолог, в зависимости от уровня своей подготовки, будет относить одно и то же растение в разные группы.

Мы считаем, что грибы на растениях можно и нужно использовать для оценки состояния растения, но лишь в том случае, когда будет установлена их естественная норма или будет определено их место в природе. Таких систем оценки в настоящее время не существует. Мы предлагаем такую систему применительно к древесным растениям. Это будет биологическая оценка состояния растения, причем вместо категории “здоровое” растение следует ввести категорию “жизнеспособное”. Понятие “здоровое” растение также субъективно, но оно все же основывается на таксационных и физиологических показателях. Мы предлагаем свой способ разделения растений на категории состояния.

Здоровые. Растения с самыми высокими таксационными показателями в популяции или насаждении. Средняя урожайность. Не наблюдается отмирания побегов в кроне.

Ослабленные. Растения со средними таксационными показателями в популяции. Слабые нарушения физиологических процессов. Частичное отмирание кроны. Обычная урожайность.

Больные. Растения, у которых основные таксационные показатели ниже средних. Наблюдаются явные нарушения физиологических процессов. Тенденция к общему усыханию растения.

При разделении растений на группы наличие грибов на них не принимается в расчет.

Абсолютно здоровых растений, как и растений без грибов, в природе не бывает. Отсутствие грибов при визуальном осмотре растения еще не дает оснований говорить о том, что на этом растении их нет. Гриб может находиться в это время на такой стадии своего развития или иметь такую жизненную форму, которая визуально не фиксируется. Вообще же грибы всегда можно выявить на растениях, отнесенных в группу “здоровых”, если тщательно производить осмотр. Ведь растение — это живой организм, и в любой момент какой-либо его орган находится на заключительной стадии/фазе своего развития. То есть в той фазе, когда развитие грибов уже визуально фиксируется. Это касается группы биотрофных грибов. На здоровых растениях всегда можно выявить грибы, у которых экологической нишей являются наружные слои перидермы. Кроме того, существуют еще и сукцессионные ряды грибов на ранее отмерших органах. Здесь непрерывный процесс развития и смены грибов происходит на протяжении нескольких лет. Это дает возможность фиксировать всегда какую-либо стадию в одной из 17

основных экологических ниш древесного растения. Таким образом, "здоровое" растение включает в себя комплекс некоторых групп грибов, как биотрофных, так и сапротрофных, интенсивность развития которых обычно слабая.

На *ослабленных* растениях наблюдается среднее развитие грибов во всех экологических нишах. В кроне растения происходит заметное отмирание симлептических побегов и побегов III-IV порядков, на которых интенсивно развиваются некротрофные грибы. Это один из основных микологических показателей растений, отнесенных в группу "ослабленные". Другим важным признаком этой группы является сильное развитие грибов на цветках и плодах, которое иногда приобретает характер эпифитотии. Развитие грибов на листьях обычно имеет слабую интенсивность.

Микобиота "*больных*" растений представляет собой, прежде всего, комплекс биотрофных грибов. Развитие их происходит во всех экологических нишах. Самое большое распространение имеют некротрофные грибы в кроне растения, которые фиксируются на побегах I-IV порядков. Поэтому на ослабленных растениях наблюдается и самый богатый видовой состав биотрофных грибов. Интенсивность развития грибов высокая. На листьях также наблюдается высокая распространенность биотрофных грибов, но интенсивность их развития ниже. Из-за того, что на больных растениях ослаблены репродуктивные функции, формирование цветков и плодов у них происходит незначительно. В связи с этим грибы, которые формируются на этих органах, не имеют столь широкого распространения, как некротрофы. Однако интенсивность их развития всегда высокая.

Существенной разницы в тенденциях формирования микобиоты на аборигенных и интродуцированных растениях не наблюдается. Основное различие заключается в том, что у аборигенных растений формирование грибов происходит за счет специализированных видов первой группы, а у интродуцентов - второй. Интенсивность развития грибов несколько выше на интродуцированных растениях, ниже - на аборигенных видах.

Разделение растений на группы "здоровые", "ослабленные" и "больные" можно осуществлять и по возрастному признаку. Молодые растения в этом случае войдут в категорию здоровых, средневозрастные - ослабленных и старые - больных. Естественно, что такое разделение условно, потому что среди молодых растений могут быть и больные, так же как среди старых деревьев вполне здоровые. Однако, это разделение все же отражает общую тенденцию жизнеспособности вида. Микобиота молодых здоровых растений формируется, в основном, из грибов, приуроченных к листьям. Это представители семейств Erysiphaceae, Melanconiaceae, Sphaeropsidaceae. Развитие их на растениях происходит в годы с климатическими аномалиями, которые и провоцируют вспышки именно этой группы грибов. В такие годы интенсивность развития

грибов бывает очень высокой, что сильно ослабляет все растение. В другое время распространенность их низкая, и они встречаются на единичных листьях как таксономический признак вида растения.

Микобиота средневозрастных или ослабленных растений представлена преимущественно видами, экологической нишей которых являются в первую очередь побеги, крона растения, затем листья, цветки, плоды. Это, в основном, специализированные грибы первой группы а также виды из родов *Cytospora*, *Phomopsis*, *Sphaeropsis*, *Diplodia*, *Samarosporium*. Интенсивность развития этих грибов может колебаться от слабой до сильной.

Микобиота старых или больных растений формируется из ксилотрофных базидиомицетов, как специализированных видов, так и полифагов. В Крыму это виды из родов *Antrodia*, *Corirolellus*, *Daedalea*, *Fistulina*, *Fomes*, *Fomitopsis*, *Ganoderma*, *Inonotus*. Они являются основным микологическим признаком старых растений. Появляются они, в среднем, за 15-20 лет до полного отмирания растения. На старых растениях в большом количестве могут встречаться и биотрофные микромицеты, однако они не имеют такого значения, как трутовики.

12. Экология грибов

12.1 Влияние человека на развитие грибов

Формирование микобиоты на многих древесных растениях тесно связано с деятельностью человека. Не зная основных законов, по которым происходит развитие и взаимодействие растений в популяциях и насаждениях, мы никогда не сможем создать оптимальные условия для жизни культивируемых растений или предупредить негативные последствия их внедрения в естественные ценозы. Человек активно осуществляет политику, направленную на общее ослабление растений как биологических видов. Даже малейшее изменение среды обитания растения, нарушение тонких, сложных экологических механизмов в природе, уничтожение хотя бы одного компонента этой системы приводит к необратимым деструктивным процессам. Ни о какой регуляции или оптимизации природных систем с помощью человека в настоящее время не может быть и речи. Реакцией растений на эти действия является развитие на них грибов. С полным основанием можно сказать, что причиной массового появления грибов в питомниках, лесных культурах, на отдельных интродуцированных растениях является деятельность человека. Формирование микобиоты под влиянием этой деятельности имеет свои специфические черты, которые отличаются от влияния природных факторов. К наиболее важным их последствиям мы отнесли следующие.

Бедность видового состава грибов на древесных растениях. Микобиота интродуцентов представлена, как правило, грибами, отнесенными нами ко второй группе специализированных видов. В зависимости от степени адаптации растения или воздействия на него деятельности человека видовой состав грибов по всем экологическим нишам имеет тенденцию к сокращению количества видов. Чем сильнее выражены эти процессы, тем беднее будет видовой состав грибов.

Бедность видового состава грибов заключается не только в сокращении количества видов грибов по эконишам. Эти изменения наблюдаются и на качественном уровне: на растениях, попавших в сферу влияния человека, резко сокращается доля специализированных грибов первой группы и викарных видов. А это влечет за собой сокращение сукцессионных рядов ксилотрофных видов, что в целом влияет на богатство видового состава грибов.

Широкие экологические ниши, занимаемые грибами на древесных растениях. Это напрямую связано с влиянием человека. Своим участием он может создать максимальное количество эконик на растениях и повысить жизнеспособность вида, или, наоборот, создать условия, при которых растение будет представлять собой одну сплошную эконишу для одного вида гриба. Естественно, что в этом случае растение будет более уязвимо и менее жизнеспособно.

Высокая интенсивность развития грибов Развитие биотрофных грибов во всех экологических нишах всегда выше на интродуцированных растениях, чем на аборигенных породах. Если в естественных ценозах нормой можно считать развитие грибов в 2-3 балла, то в искусственных насаждениях этот показатель обычно составляет 3-5 баллов (по 5-балльной шкале). В некоторых случаях интенсивность развития грибов на антропогенных территориях или на некоторых интродуцентах может быть невысокой. Обычно это связано со сменой видового состава грибов в экологических нишах, что само по себе уже является негативным показателем для растения. Распространение гриба одновременно по нескольким эконишам, например по органам растений, также является показателем высокой интенсивности его развития. Так в Крыму на *Lagerstroemia indica* биотрофный гриб *Pseudodium tuckeri* встречается сразу на листьях, цветках, плодах и молодых побегах, что свидетельствует о невысокой адаптивности вида. Аналогичная картина наблюдается на многих плодовых растениях, в частности, на видах родов *Malus Persica Prunus*.

Увеличение количества факультативных паразитов Активная интродукция и селекция древесных растений приводит к тому, что растение теряет специализированные грибы по всем экологическим нишам. Ускоряется этот процесс путем применения активных мутагенов химического или физического свойства. Например, активным облучением рентгеновскими лучами сеянцев розы можно полностью уничтожить всю цепочку специализированных грибов, получив при этом новый сорт. Существование такого сорта без специализированных грибов (в латентной стадии) почти невозможно в открытом грунте без специальной технологии защиты от внешней инфекции. Такие сорта легко поражаются даже сапротрофными микромицетами, в частности, грибами рода *Alternaria*. В настоящее время это считается новой болезнью роз во всем мире.

Появление новых экологических групп грибов Исключительно с деятельностью человека связывают появление видов грибов, которые не встречаются в естественной обстановке. Это грибы, которые формируются на пирогенных территориях, на местах пожаров или костров. Микромицет *Daldinia concentrica* является ярким примером такого специфического влияния человека. Гриб встречается на стволах только обгоревших или поврежденных огнем растений, это его экологическая ниша. Другой вид, *Rizina inflata*, почвенный гриб является постоянным спутником костров и пожарниц в хвойных лесах. После пожаров в хвойных лесах также обычными являются находки ежевика *Hudnut gerardum*. Таким образом, можно говорить о том, что пирогенная экологическая группа грибов возникла в результате пожаров.

Эпифитотии с катастрофическими для растений последствиями. Массовое развитие биотрофных грибов наблюдается только в насаждениях, созданных человеком. Сильные вспышки

эпифитотий происходят в монокультурах. Результатом интенсивного развития грибов является массовое отмирание растений, которое достигает в насаждениях 50-75 %. Остальные экземпляры погибают в последующие годы. Главной причиной возникновения эпифитотий является грубое нарушение технологии выращивания растений за пределами их естественных ареалов. Сюда входит нарушение агротехники, несвоевременное проведение рубок ухода, плохой уход за почвой и другое. Так в Крыму в лесных культурах *Pinus pullasiana*, где были допущены грубые нарушения технологии, во время эпифитотии ценягиноза, вызванной грибом *Cenangium abietis*, отмирание растений составило от 50 до 80 %. Там, где соблюдалась технология, отпад растений не превышал 5-10 %. Причиной массового отмирания *Pinus sylvestris* в 30-летних культурах на крымских яйлах (Горный Крым), является гриб *Heterobasidion annosus*. Сильное его развитие происходит в местах, где никогда не проводились рубки ухода.

Образование новых рас патогенных грибов. Широкое применение в сельском и лесном хозяйстве пестицидов как средств защиты от вредителей и болезней влияет на формирование видового состава и вирулентность биотрофных грибов. Многие пестициды обладают мутагенными свойствами, в связи с чем усиливаются мутационные процессы и у грибов. Появляются новые расы грибов с неизвестными ранее патогенными свойствами. Это, в свою очередь, влияет на расширение круга питающих растений и на географическое распространение патогена. По некоторым литературным данным, мутагенными свойствами обладают сейчас более 50 % выпускаемых пестицидов.

Места накопления инфекции. Искусственные насаждения являются местом накопления и концентрации огромного запаса биотрофных грибов. Споры этих грибов распространяются как внутри искусственных посадок, так и за его пределами. Таким образом, все типы искусственных насаждений являются источниками инфекции для определенных видов аборигенных растений. На примере трутовых грибов покажем, в чем заключается эта опасность. Например, гриб *Abortiporus biennis*, вызывающий корневую гниль у многих видов растений в Крыму, встречается исключительно в искусственных ценозах. В лесных культурах в три раза чаще встречаются грибы рода *Fomitopsis*, в четыре *Ganoderma*, в два *Phellinus*, *Laetiporus*. Все эти грибы являются факультативными паразитами на корнях и стволах растущих растений.

12.2 Климат и развитие грибов

Древесные растения в течение своей жизни сильнее всего страдают от засухи и действия низких температур. Особенно ярко это видно на примере интродуцированных растений, которые чутко реагируют даже на небольшие изменения климатических параметров.

Существенные же изменения этих параметров носят названия климатических аномалий. Различают следующие их типы.

Климатические аномалии прогнозируемые. Это значительные изменения климатических параметров, которые происходят в природе каждые 10, 20, 50 лет и связаны с влиянием космоса. Их еще называют вековыми климатическими аномалиями. Действие их проявляется на больших территориях, включая целые географические регионы и континенты. Продолжительность действия климатических аномалий может составлять от 5 до 15 и более лет. На протяжении этого периода растения подвергаются сильному стрессу. Результатом отрицательного воздействия климатических факторов являются вспышки эпифитотий грибов на растениях. Развитие эпифитотий происходит на протяжении всего аномального периода. Они имеют начало, пик своего развития и период затухания.

Климатические аномалии неодинаково действуют на растения в разных зонах культивируемого ареала. Самое первое проявление такого воздействия и, естественно, самая первая вспышка эпифитотии при вековых климатических аномалиях фиксируется в зоне дискомфорта. Здесь наблюдается и самое интенсивное развитие биотрофных грибов, которые вызывают эту эпифитотию. В течение последующих 3-5-10 лет болезнь постепенно расширяется и переходит в зону интродукции. По мере улучшения лесорастительных условий интенсивность развития биотрофных грибов резко снижается. В зоне адаптации естественного ареала даже в периоды климатических аномалий вспышек эпифитотий не происходит (рис. 12-1).



Рис. 12-1. Процесс развития эпифитотий при вековых климатических аномалиях

Таким образом, под влиянием вековых климатических аномалий происходит: а) усиление развития биотрофных грибов по мере удаления от оптимума арсала и б) распространение болезни от зоны дискомфорта к естественному ареалу.

Для прогноза эпифитотий составляются специальные климатодиаграммы. Основой для их построения являются величины отклонений климатических параметров температуры и осадков от средних многолетних данных для конкретного региона. Таким образом создается картина отклонений от нормы на любой заданный период, обычно это период жизни древесного растения, 50-100 лет. Чем длиннее этот период, тем выше будет точность прогноза вспышек эпифитотий. Мы разработали такую климатодиаграмму для прогноза эпифитотий гриба *Senanium abietis* в лесных культурах *Pinus pallasiana* в зоне интродукции вида (рис. 12-2).

Климатодиаграмма показывает, что причиной вспышек эпифитотий были низкие температуры и длительный засушливый период, который на момент наблюдений продолжался уже 5 лет. Достаточно понижения среднегодовой температуры на 1,5 - 2,0°C от многолетней годовой, чтобы предвидеть возможное развитие сениангиоза в ближайшие 2-3 года. Климатодиаграмма дает возможность восстановить годы вспышек эпифитотий с момента создания культур. В данном случае это 1945, 1955, 1965, 1975 гг. Период между наиболее сильными вспышками сениангиоза в Крыму за 45-летний период составил 28 лет. Таким образом, следующей вспышки эпифитотии сениангиоза в Крыму следует ожидать в 2015-2018 году.

Климатические аномалии непрогнозируемые. Это резкие погодные изменения в течение одного года и/или вегетационного периода. Сюда можно отнести продолжительную засуху, выпадение обильных осадков, наступление очень ранних или очень поздних заморозков и другое. Эти факторы влияют на состояние многолетних растений. Они нарушают естественный ход физиологических процессов, отрицательно влияют на ритмику развития растений, что в итоге приводит к их гибели. Непрогнозируемые климатические аномалии, которые вызывают гибель растений, встречаются гораздо реже, чем прогнозируемые. Они могут происходить с частотой в 50, 100 и более лет. Действие их проявляется в пределах одной ботанико-географической зоны или одного региона. Это основная отличительная особенность непрогнозируемых аномалий от прогнозируемых: действие последних ощущается на огромных территориях и континентах. Другим важным отличительным признаком является кратковременность действия неблагоприятных климатических факторов на растения. Оно обычно составляет от одного до нескольких месяцев, а отдельных случаях, например действие сильных морозов, от нескольких часов до нескольких дней. Этого времени бывает достаточно для того, чтобы в растениях произошли необратимые процессы, вызывающие их гибель.

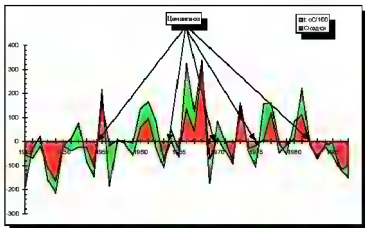


Рис. 12-2. Климатограмма юго-восточного Крыма и прогноз развития гриба *Cenangium abietis* в зоне интродукции *Pinus pallasiana*

При повреждении растений ранними заморозками могут проявиться некоторые скрытые анатомические и физиологические особенности их развития, которые внешне были незаметны. Их можно установить с помощью симбиотрофно связанных с растениями грибов. Нам удалось зафиксировать интересный факт, свидетельствующий о том, что на одном растении (виды рода *Pinus*), в пределах одного порядка ветвления многолетние приросты побегов разных лет имеют разную адаптивность к действию абиотических факторов. Эта адаптивность внешне выражается морфологически в разной длине и толщине приростов побегов, которые особенно хорошо заметны у хвойных растений. Кроме того, оказалось, что приросты побегов разных лет обладают еще и разной степенью адаптивности к абиотическим факторам. В этом случае 10-летний побег у *Pinus pallasiana* можно представить в виде формулы:

$$П = X + X + X + + X,$$

где П - побег определенного порядка ветвления;

X - показатель адаптивности прироста побега каждого года (рис. 12-3, А).

Разная степень адаптивности приростов одного побега генетически закреплена. На побегах в возрасте до 10 лет эта тенденция хорошо выражена, с увеличением возраста эти различия, по-видимому, сглаживаются

Проявляется эта особенность за пределами естественных ареалов растений. Она выражается в появлении плодовых тел специализированных биотрофных грибов не на приростах последних лет, как это обычно происходит у всех растений (В), а в середине побега (С). В этом случае характер усыхания растений необычен: первой отмирает средняя часть кроны, в то время как периферическая остается еще зеленой. Чаще на растении эта картина наблюдается на одной-двух ветках, очень редко - по всей кроне.

В годы с аномальными климатическими показателями характер проявления ценангиоза (*Cenangium abietis*) в значительной степени зависит от того, где культивируется растение. Покажем это на примерах, которые мы наблюдали в окрестностях Симферополя.

Деревья *Pinus pallasiana*, растущие на южных склонах гор, имеют более комфортные условия для роста, чем растущие на северных склонах. У них более длинный вегетационный период и позже начинается подготовка к периоду зимнего покоя. Такие растения первыми повреждаются, когда наступают ранние заморозки. Особенно сильно действие заморозков проявляется на южных склонах гор, перед которыми имеются небольшие, от 0,1 до 1 км долины. Жаркий микроклимат таких долин делает эти растения изнеженными, поэтому в годы климатических аномалий они более уязвимы. Распространенность гриба *Cenangium abietis* в таких местах достигает 80-100 %, и чем меньше долина, тем выше процент пораженности растений на южных склонах (рис. 12-А, А). Самый высокий процент распространенности гриба в насаждениях наблюдается в нижней и центральной части горы (В), средний - на вершине. На северных склонах пораженных растений не более 5-15%.

В широких (от 3 до 10 км) долинах картина выглядит по-другому. Здесь более суровый климат, воздушные потоки хорошо перемешиваются, нет застойных мест, не образуются зоны с особым микроклиматом. Такие широкие долины по своим климатическим параметрам приравниваются к равнинным территориям. Поэтому здесь на южных склонах гор пораженность *Pinus pallasiana* грибом *Cenangium abietis* составляет не более 5-10% (С).

Таким образом, создание комфортных условий для растений за пределами их естественного ареала делает эти растения изнеженными и уязвимыми в случае климатических аномалий. Так возникают эпифитотии.

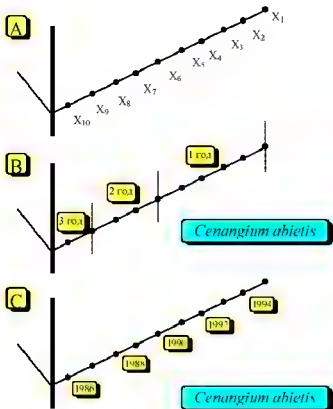
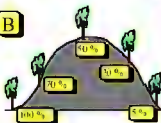


Рис. 12-3. Различная степень адаптации приростов 10-летнего побега *Pinus pallasiana* за пределами естественного ареала (А), и нормальное (В) и аномальное (С) развитие гриба *Cenangium abietis* в годы с критическими температурами (Крым, Симферополь, 1994 г.)

A



B



Cenangium abietis

C



Рис. 12-4. Развитие гриба *Cenangium abietis* в лесных культурах *Pinus pallasiana*, расположенных в узких горных долинах (А), на склонах разных экспозиций (В) и в широких долинах (С)

Мы хотим еще раз обратить внимание читателя на то, что климатические аномалии непрогнозируемые, приводящие к массовой гибели древесных растений, в природе встречаются крайне редко. Исследователь в течение своей деятельности может и не встретиться с

таким явлением. Однако, чтобы правильно объяснить появление на растениях “аномальных” групп грибов, он должен знать, какие условия этому способствовали. Мы наблюдали такое редкое явление в Крыму в 1993-1994 гг. (рис. 12-5).

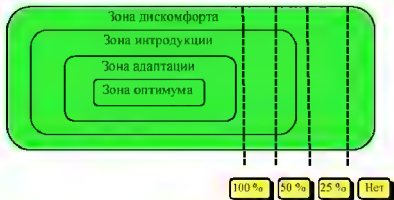


Рис. 12-5. Степень повреждения видов *Cypripedium* ранними морозами в различных зонах культивируемого ареала (Крым, 1994)

10 ноября 1993 г. в Крыму неожиданно наступили самые ранние заморозки за последние 100 лет. Они непрерывно продолжались 26 дней, температура при этом понижалась до $-3-10^{\circ}\text{C}$. Эти температуры сами по себе не являются критическими для видов *Cypripedium*, которые в Крыму выдерживают и -23°C . Однако, наступление ранних заморозков в период, когда растения еще не ушли на зимний покой, вызвало их массовую гибель. Возраст поражаемых растений составлял от 1 года до 30 лет. Характер отмирания растений по зонам ареала был очень необычным. Самое сильное отмирание наблюдается в более комфортных местах произрастания растений, слабое — на крайних границах зоны дискомфорта. Чем дальше на север от этой зоны находились растения, тем меньшей была степень повреждения их этими заморозками. Наблюдалась картина совершенно обратная тому, что происходит при прогнозируемых климатических аномалиях. Растения, которые не повреждались этими ранними заморозками, имели индикаторный гриб *Entyblidiella sabina*, все повреждаемые — *Cytospora pinastri*. Это говорит о том, что ранними заморозками могут повреждаться растения только в зоне дискомфорта культивируемого ареала.

Влияние непрогнозируемых климатических аномалий можно наблюдать и на некоторых аборигенных растениях. Но не на всех, а только на редких, исчезающих видах и тех, которые имеют узкий ограниченный ареал. Действие ранних заморозков проявляется в частичном отмирании листьев, хвой, молодых побегов. Гибели растений они не вызывают. Микобиота поврежденных растений формируется из специализированных видов второй группы.

12.3 Распространение спор грибов в кроне растения

На сегодняшний день наибольшее распространение в микологической литературе получила идея, согласно которой споры грибов, вызывающие заболевания растений, приносятся извне. Считается, что таким образом передается инфекция от больного растения здоровому. Болезнь проявляется в тех местах, куда попали споры патогенного гриба. Если следовать логике этого утверждения, то выходит, что болезнь может возникнуть в любой части кроны, на любом отрезке побега, куда попали споры, причем, если это споры разных грибов, тогда должны быть и разные типы болезней в самых неожиданных местах. Однако, это не так. На растениях не возникают хаотичные очаги болезней, возникновение и распространение грибов в кронах растений подчиняется определенным законам.

Уже не вызывает сомнения тот факт, что на всех растениях есть грибы, безгрибных растений в природе не существует. Наши знания позволяют фиксировать только такой тип жизненной формы гриба, как плодовое тело, споры. Вполне доступно нам фиксирование гриба еще на уровне мицелия. Зафиксировать гриб на клеточном уровне мы пока не можем. Однако, косвенным путем мы доказываем, что гриб может и должен существовать в растении на клеточном уровне и, естественно, должен иметь при этом иной тип жизненной формы. Только такое состояние гриба может обеспечить симбиотический союз двух организмов. Состояние гриба, который фенотипически себя не проявляет, но о присутствии которого свидетельствуют установленные законы, называют еще *латентным*. Этим термином мы будем пользоваться при рассмотрении вопроса о распространении спор грибов в кронах растений.

Определение природы гриба или его места в жизни растения имеет важное значение для понимания всей рассматриваемой проблемы. У нас есть все основания считать, что гриб всегда присутствует в растениях в латентном состоянии. Органы спороношения – споры, конидии формируются, как правило, на отмерших побегах. Это происходит не сразу, а через определенное время после отмирания. Нами установлено, что период формирования биотрофных грибов на побегах составляет от 3-6 до 20-24 месяцев. Доказано, что каждый гриб на

растении занимает свою, строго определенную экологическую нишу, и эта закономерность характерна для всех без исключения растений.

Самое большое число видов микромицетов сосредоточено в кроне. Она устроена таким образом, что представляет собой систему экологических ниш для разных видов грибов. В пределах всей кроны побеги одного типа ветвления имеют один и тот же набор биотрофных и ксилотрофных грибов. У растений с высокой жизнеспособностью крона сильнее дифференцирована на экологические ниши, в которых доминирует 4-5 основных групп (родов) грибов. В этом случае такими эконишами являются типы ветвлений: силлептические побеги, побеги I, II, III, IV порядков, поросль.

У культурных растений, например, у плодовых и у многих интродуцированных декоративных видов вся крона представляет собой одну сплошную экологическую нишу для одного гриба. У аборигенных растений также могут быть широкие экологические ниши, но в отличие от интродуцированных видов они заняты только специализированными к виду растения грибами.

Каждое растение может создавать свой инфекционный фон, вызванный собственными грибами. Даже единичные отмершие в кроне побеги являются источником инфекции для всей кроны, если она представляет собой одну экологическую нишу для одного вида гриба. Если у растения выражена дифференциация экологических ниш, тогда грибы, которые формируются в какой-либо нише, будут представлять опасность именно для этой группы экологических ниш по всей кроне (рис. 12-6).

Споры биотрофных грибов в большинстве случаев не имеют приспособлений к разлету на большие расстояния. У них отсутствуют воздушные мешки, поверхность их гладкая, маслянистая. При созревании споры выступают на поверхности плодового тела одной сплошной, часто густой слипшейся массой, как у видов *Cytospora*, и длительное время могут оставаться на поверхности субстрата. Распространение спор грибов происходит пассивно, воздушно-капельным путем. Чаще это происходит в сырую дождливую погоду, когда густые скопления спор размягчаются и воздушными потоками разносятся на относительно небольшое расстояние от растения. Основное количество спор биотрофных микромицетов распространяется, в кроне. Разлет их, по нашим данным, не превышает расстояния, равного двум-трем высотам растения (рис. 12-7).

Причем, до 75 % спор фиксируется непосредственно под растением, 20 % на расстоянии двух высот и 5 % трех высот растения. Небольшая часть спор биотрофных грибов может захватываться воздушными потоками и разноситься на гораздо большее расстояние. Большой диаметр разлета имеют мучнисто-росяные, ржавчинные (*Erysphales*, *Uredinales*), некоторые монилиальные грибы из родов *Fusicladium*, *Monilia*. Большой дальностью разлета обладают

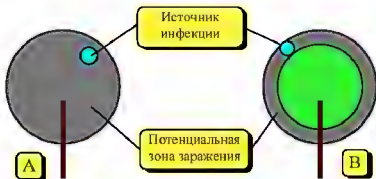


Рис. 12-6. Распространение спор грибов в кронах древесных растений:
А - на видах, у которых крона представляет одну экологическую нишу; **В** - на видах с дифференцированными нишами

сапротрофные микромитеты, которые как раз и приспособлены для этого. Самой высокой мобильностью обладают сапротрофы полифаги, например *Alternaria alternata* *Botrytis cinerea*. Споры этих грибов могут разлетаться на сотни метров от места их образования. В микологической литературе в качестве классического примера максимальной дальности разлета спор часто говорится об улавливании спор грибов, в частности, ржавчинных, на высоте 20 км. Мы допускаем такую возможность с оговоркой, что споры таких грибов формируются на сельскохозяйственных растениях, занимающих огромные территории. Высокая концентрация спор грибов на таких полях как раз и позволяет зафиксировать их на таких расстояниях. На древесных же растениях интенсивность спорообразования настолько мала, что вероятность нахождения спор на больших расстояниях от источника или на больших высотах равна нулю. Распространение спор грибов в кроне растений также происходит неравномерно. Самая большая концентрация спор наблюдается непосредственно под источником их образования. То есть, живые побеги в кроне, расположенные под отмершими, поражаются грибами в первую очередь. Теоретически, избыток спор в одном месте может вызвать отмирание органов или тканей растения. Вопрос о том, при каком количестве инокулюма возможно отмирание тканей у живых растений, на сегодня остается открытым. Не ясно также, при каком физиологическом состоянии растения это может произойти.

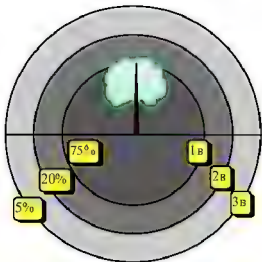


Рис. 12-7. Распространение спор некротрофных грибов вокруг древесного растения

Случаи фиксирования отмирания органов растений или тканей при избыточной концентрации спор грибов на вегетирующих органах (в кроне) в природе крайне редки. Такие находки считаются большой удачей для исследователя. Мы приведем пример развития биотрофного гриба *Coryneum umbonatum* на живых побегах 20-летнего *Quercus castaneifolia* (Никитский ботанический сад). Экологической нишей гриба *C. umbonatum* являются отмершие побеги I-IV порядков, на живых побегах он никогда не встречается. Крона рассматриваемого молодого растения представляет собой систему горизонтально расходящихся побегов (рис. 12-8). Кора побегов гладкая, покрыта эпидермисом и еще не имеет коры. Один побег в середине кроны погиб, и на нем в большом количестве сформировались плодовые тела некротрофного гриба *Coryneum umbonatum*. Созревшие споры гриба смывались с пораженного побега вниз, на здоровые. Попадая на гладкую и круглую поверхность они с капелькой влаги скатывались и концентрировались внизу побега. Избыточная концентрация спор привела к появлению в этом месте некротической ткани и отмиранию части побега. А так как этот побег является естественной экологической нишей гриба *Coryneum umbonatum*, то вскоре в этом месте образовались плодовые тела гриба, который перешел из латентного состояния в видимую для нас форму. Таким

образом мы установили, что грибы, формирующиеся на отмерших побегах, могут вызвать некроз и отмирание живых органов даже без внешнего инфекционного фона.

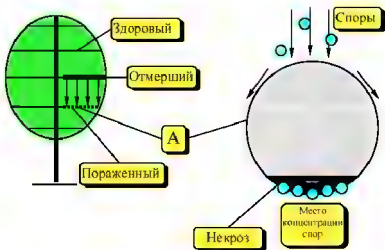


Рис. 12-8. Распространение гриба Coryneum imbricatum в кроне Quercus castaneifolia и развитие гриба на живых побегах.

У некоторых растений побеги отходят от ствола вертикально или под большим углом. К ним относятся виды с пирамидальной формой кроны. Такое известное растение, как *Populus pyramidalis*, является типичным представителем этой группы. Распространение спор некротрофных грибов в кронах таких деревьев имеет свои особенности. Только у растений с вертикальными побегами наблюдается особый тип болезни **рак стволов**. Эта болезнь вызывается биотрофными микромицетами, экологической нишей которых являются не стволы, а побеги древесных растений. Болезнь возникает следующим образом. При отмирании побегов I, II, III, IV порядков на них формируется огромное количество плодовых тел некротрофных грибов. Споры этих грибов распространяются во время дождя. Большая часть их вместе с водой "стекает" на стволы. В результате этого в местах прикрепления побегов к стволам образуются некротические язвы (рис. 12-9). В основном, споры некротрофных грибов концентрируются в нижней части ствола. На растениях в возрасте до 20 лет обильное появление спор биотрофных грибов вызывает сплошной некроз стволов и отмирание верхней части кроны. На стволах древесных растений в возрасте от 20 лет до 40 лет

образуются некротические язвы разных форм и размеров. Конфигурация этих язв определяет границы распространения спор некротрофных грибов по стволу.

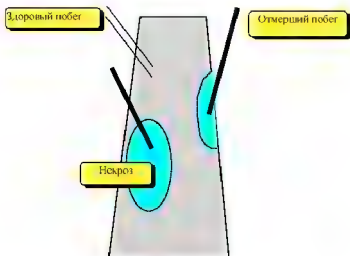


Рис. 12-9. Распространение спор некротрофных грибов и образование раковых язв на стволах с вертикально расположенными побегами (*Populus pyramidalis*).

Распространение грибов происходит также и при соприкосновении или тесном контакте пораженного растения со здоровым. Это наблюдается исключительно в монокультурах при нарушении технологии выращивания растений. Наиболее эффектно этот тип распространения гриба проявляется в посадках различных видов *Pinus*. Так, в Крыму мы наблюдали вспышку эпифитотии гриба *Cenangium abietis* в лесных культурах *Pinus pallasiana*. Было выделено три основных типа распространения гриба в насаждении (рис. 12-10).

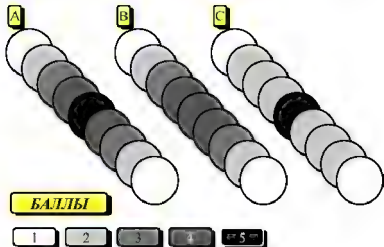


Рис. 12-10. Основные типы распространения грибов в однородных насаждениях.

Первый, наиболее распространенный тип (А) характеризуется куртинным отмиранием растений. Источником инфекции здесь являются особи, которые вовремя не были удалены из насаждения. Это наблюдается там, где после посадки ни разу не проводились рубки ухода. В загущенных посадках распространение гриба происходит в обе стороны, как пожар. Источником инфекции также могут служить растения со средней и сильной степенью усыхания (В), в этом случае очаги поражения бывают незначительными. Третий тип распространения гриба (С) характерен для насаждений с высокой культурой агротехники. Гриб всегда будет присутствовать на растении, но если оно здоровое, у него вовремя сформирована крона и проведена обрезка, распространение гриба в насаждении ограничивается поражением части кроны соседнего растения.

Если насаждение состоит из разных видов одного рода, тогда инфекционный фон каждого из них не представляет угрозы для другого (рис. 12-11). Такие смешанные насаждения при возникновении неблагоприятных условиях биологически более устойчивы, и при возникновении предпосылок для эпифитотий распространенность грибов ограничивается одним больным растением. В лесоведении такие культуры еще называют географическими.

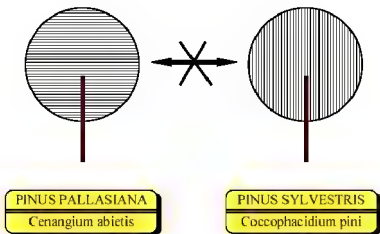


Рис. 12-11. Распространение биотрофных грибов в смешанных насаждениях одного рода.

Споры трутовых грибов в насаждении также распространяются на небольшое расстояние от плодового тела. В арборстуме Никитского ботанического сада мы проводили наблюдение за разлетом спор у трутовика *Ganoderma applanatum*, паразитирующего на *Phillyrea latifolia* (рис. 12-12). Основное количество спор, 95 %, было зафиксировано спороуловителем непосредственно под плодовым телом гриба. На расстоянии 2 м спор было в 500 раз меньше, а на расстоянии 3-4 м — в 1000 раз. Фиксирование спор на больном расстоянии от плодовых тел трутовиков объясняется тем, что трутовики постоянно, часто без перерыва продуцируют огромное количество спор на протяжении очень длительного времени. Вероятность переноса их воздушными потоками на большие расстояния при этом резко возрастает.

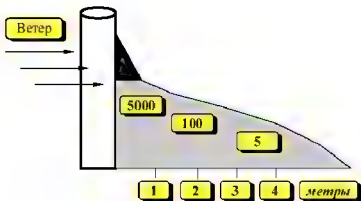


Рис. 12-12. Разлет спор у трутового гриба *Ganoderma applanatum*.

12.4 Распространение грибов на равнине и в горах

Споры биотрофных грибов переносятся воздушными потоками, поэтому распространение их в насаждениях, расположенных на равнине, в значительной степени зависит от направления ветров. Установленным является то, что лесные массивы, сады, парки являются мощными источниками инфекции многих биотрофных грибов. Растения, находящиеся на расстоянии 100 метров от таких участков, остаются практически незащищенными и подвергаются опасности быть зараженными биотрофными грибами. Концентрация спор и вероятность заражения растений различна и зависит от местонахождения источника инфекции. Самое большое количество пораженных растений и самая высокая интенсивность развития грибов наблюдается на расстоянии, соответствующем двум-трем высотам пораженного растения. В садах это расстояние составляет 10-20, в парках 30-40 метров. При большем удалении от источника инфекции вероятность заражения растений резко сокращается (рис. 12-13).

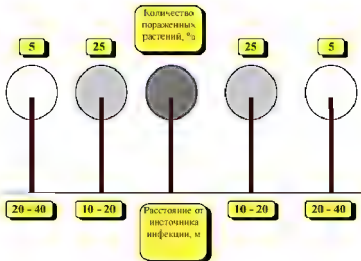


Рис. 12-13. Распространение грибов в насаждениях одного вида на равнине

Если насаждение состоит из разных видов растений, имеющих одинаковый набор биотрофных грибов, распространение их приобретает характер эпифитотий. Интересную картину мы наблюдали в плодовом саду в Волгограде (Россия). Яблонецкий сад с основной породой *Malus sylvestris* обсажен со всех сторон восточной полосой из *Populus pyramidalis*. Засушливые условия, характерные для этих мест, являются неблагоприятными как для яблони, так и для тополя. Вследствие этого яблоня сильно угнетена, усыхание тополя также достигает 50 %. Биотрофным грибом в кронах обоих растений оказался один и тот же вид *Cytospora leucostoma*. Отмершие растения из сада удалялись и складывались на расстоянии 30 м от насаждения. Грибы, сформировавшиеся на отмерших растениях, создали очень высокий инфекционный фон, который распространился на весь сад и повлиял на состояние растущих деревьев (рис. 12-14). Самое сильное поражение растений наблюдается по периферии сада в зоне влияния *Populus pyramidalis*. Высокий инфекционный фон сформировался и на складываемых растениях и существенно образом повлиял на прилегающий участок сада. Здесь зафиксирована самая высокая интенсивность развития грибов и отмечен максимальный процент отмерших растений. Этот пример является очень наглядным и имеет

практическое значение уже сегодня. Проектирование садов и защитных полос вокруг них необходимо осуществлять с учетом микобиоты этих растений. А состав грибов на растениях можно прогнозировать, используя наш метод микологических карт

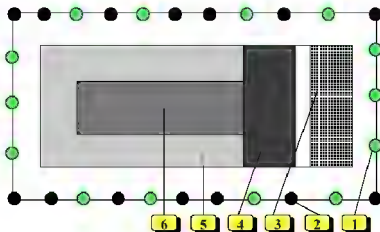


Рис. 12-14. Распространение гриба *Cytospora leucostoma* в плодовом саду *Malus sylvestris* в зависимости от расположения источников инфекции: 1 - здоровые растения *Populus pyramidalis*, 2 - мертвые растения, 3 - склад отмирающих плодовых растений, 4 - сильно пораженный участок плодового сада, 5 - среднее поражение, 6 - слабое

Распространение спор грибов в горной местности отличается от того, как это происходит на равнине. Для биотрофных микромикетов эти изменения почти незаметны, они с трудом контролируются. Лучшее всего это наблюдать на примере трутовых грибов, как специализированных, так и полифагов. Распространение спор грибов в горной местности происходит вниз по склону (рис. 12-15). Источником инфекции будут самые старые деревья. На них всегда имеются трутовые грибы, которые являются признаком этой категории растений. Если такое растение найдено, то на расстоянии до 50 м вниз от него всегда будет выявлено некоторое количество пораженных деревьев. В однородном и одновозрастном насаждении количество пораженных деревьев может достигать 25 %. Чем круче склон, тем на большее расстояние вниз

происходит разлет спор грибов. Вверх по склону грибы распространяются крайне медленно, на очень небольшое расстояние.

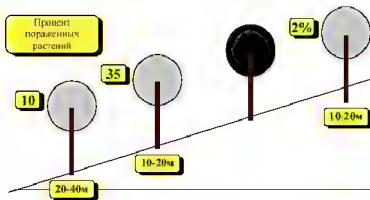


Рис. 12-15. Распространение грибов в горной местности.

Распространенность грибов, вызывающих сосудистые болезни, например *Ceratocystis ulmi*, осуществляется насекомыми, которые трофически связаны с этими растениями. В данном случае это будет ильмовый заболонник *Scolytus scolytus*. Распространенность этого гриба одинакова как в горной местности, так и на равнине.

13. Болезнь как нарушение экологического равновесия

13.1 Типы болезней у древесных растений

Определение *“болезнь растения”* первым предложил де Кандоль (Candolle 1832): *“болезнь как уклонение от нормальных физиологических функций растения”*. Эта точка зрения с незначительными дополнениями встречается у многих авторов (Купревич, 1940, Стэкман Харрар, 1959, Журавлев 1963, Черемисинов, 1973 и др.) Н.А. Наумов (1952) рассматривает болезнь как явление, характеризующееся расстройством компенсации между организмом и средой *“Заболевание растений есть результат длительных и постоянных изменений, вызванных обычно какими-либо чужеродными природе растительного организма определенными причинами. Заболевание является одним из возможных следствий нарушения сложившихся в филогенезе отношений между растительным организмом и средой”* По определению Г.Д. Стрехова (1962), *“болезнь это состояние организма, возникающее и изменчиво развивающееся под влиянием неблагоприятно складывающихся для растения взаимосвязей с патогенными факторами и окружающей средой и обычно характеризующиеся расстройством физиологии, структуры, продуктивности растения”*

Официальное определение сформулировано следующим образом. *“Болезнь растения – нарушение нормального обмена веществ клеток, органов и целого растения, возникающее под влиянием фитопатогена или неблагоприятных условий среды и приводящее к снижению продуктивности растений или к полной их гибели.”*

Современная классификация типов болезней древесных растений опирается на следующие основные морфологические признаки:

- а) полное или частичное поражение растения грибом;
- б) характер образования органов спороношения;
- в) изменение формы пораженных органов растения;
- г) изменение их окраски;
- д) новообразования на пораженных органах;
- е) выделение жидкости или смолы в местах поражений

Однако практика показывает, что один и тот же тип болезни может вызываться разными причинами. Это могут быть физиологические нарушения, влияние вирусов, бактерий, или действие других факторов. Существующая классификация не свидетельствует о том, что тот или иной тип болезни имеет грибную этиологию. В то же время известно, что один вид биотрофного гриба или несколько их видов могут вызывать один тип болезни. Типы болезней, вызываемых грибами, имеют четкие морфологические признаки, что позволяет легко диагностировать вид биотрофного гриба или определить его таксономическую принадлежность. Проведенный в Крыму анализ

микобиоты основных органов более чем 700 видов растений позволили установить видовой состав грибов на цветках, плодах, листьях, побегах и выделить основные типы болезней исключительно грибной этиологии. В других географических зонах на древесных растениях может наблюдаться аналогичная картина.

13.2 Болезни цветков и плодов

Микобиота цветков на древесных растениях представлена четырьмя видами. Три из них относятся к группе митоспоровых грибов семейства Moniliaceae, один к подотделу Basidiomycotina семейства Russiaceae.

Основные *типы болезней цветков*.

Монилиальный ожог. Гриб *Monilia cinerea* отмечен во всех экотопах Крыма. Хозяевами являются растения семейства *Rosaceae*. Развитию гриба благоприятствует сырая дождливая погода во время цветения растений. Название "ожог" болезнь получила из-за стремительного развития. Очень сильно поражаются цветки интродуцированных древесных растений, таких как *Armempaca vulgaris*, *Cerasus tomentosa*, *Cydonia oblonga*, *Laurocerasus lusitanica*, *Photinia serrulata*, *Persica vulgaris*, *Chaenomeles japonica* и другие.

Мучнистая роса. Грибами рода *Pseudoidium* поражаются цветки *Lagerstroemia indica*, интенсивность развития гриба очень высокая, пораженные бутоны не раскрываются. Редкий тип болезни.

Серая плесень. Гриб *Botrytis cinerea* вызывает серую гниль цветочных бутонов, соцветий, отдельных цветков. Он выявлен на многих вечнозеленых и полувечнозеленых растениях из семейства *Rosaceae*, цветение которых приходится на холодное время года. В отдельные годы гриб полностью (100 %) уничтожает цветки у *Eriobotrya japonica*, в связи с чем плодоношение у растений слабое или вообще отсутствует. Значительный ущерб гриб наносит таким растениям, как *Laurocerasus officinalis*, *L. lusitanica*, *Citrus elongatus*, *Lonicera fragrantissima*, *Viburnum tinus*.

Ржавчина. Гриб *Russina jasmim* выявлен на аборигенном виде *Jasminum fruticans*. Вызывает ржавчину как цветков, так и листьев и побегов, встречается повсеместно. Максимальный ущерб отмечен в местах с высокой антропогенной нагрузкой (Южный берег Крыма).

На *плодах* в Крыму выявлено 23 вида грибов из 16 родов, которые принадлежат к двум подотделам: Ascomycotina — 5, Basidiomycotina — 4 и группе митоспоровых грибов — 14 видов. Они вызывают шесть различных типов повреждения плодов (рис. 13-1).

Некроз. Биотрофные грибы здесь представлены родами *Marssonina*, *Zythia*, *Phyllosticta*, *Sphaeropsis*, *Cytospora*, *Phoma*. Наиболее распространенным среди них является род *Marssonina*, включающий вид *M. juglandis*, он поражает как плоды, так и листья. Встречается во всех



Рис. 13-1. Биотрофный гриб *Fusicladium olivaceum* вызывает болезнь плодов под названием парши у *Sorbus domestica* в зоне интродукции растения

экотопах Крыма на растениях разного возраста, поражает до 100% плодов. Род *Zythia* отмечен на *Punica granatum*, культивируемом на Южном берегу Крыма, он является телеоморфой *Phoma punica*, который вызывает болезнь, известную как рак побегов. Грибы рода *Phyllosticta* выявлены на плодах *Crataegus* и *Rosa* при их длительном хранении. Грибы рода *Sphaeropsis* отмечены на *Crataegus orientalis*; вид *S. demersa* вызывает также некроз побегов у растения-хозяина, болезнь встречается редко. На плодах хвойных пород выявлены грибы двух родов порядка Sphaeropsidales, *Cytospora* (*Cupressus*) и *Phoma* (*Juniperus*, *Pinus*). Они встречаются всегда на шишках после вылета семян.

Парша. Болезнь вызывается грибами рода *Fusicladium*. Наиболее распространенными видами являются *F. dendriticum*, *F. pyrinum*. В круг питающих растений входят некоторые представители семейства Rosaceae, в основном семечковые породы из родов *Malus*, *Pyrus*, *Crataegus*, *Sorbus*, *Pyracantha* и другие. Наблюдается специализация грибов по родам растений. Грибы встречаются на своих растениях-хозяевах во всех местах их произрастания как в естественном, так и в культурном ареале. Интенсивность их развития обычно высокая. Наряду с плодами, грибы этого рода сильно поражают листья. К видам, вызывающим аналогичное поражение плодов у *Olea europaea*, вероятно, необходимо отнести и *Gloeosporium oleae*, который встречается реже предыдущего.

Ржавчина. Заболевание вызывается грибами из родов *Gymnosporangium*, *Phragmidium*. Круг питающих растений в Крыму ограничен шестью видами растений из семейства Rosaceae, в основном это виды из родов *Crataegus*, *Mespilus*. Грибы рода *Phragmidium* выявлены на одном растении - *Rosa canina*, произрастающем в естественном ареале. Самая высокая интенсивность развития ржавчинных грибов отмечена на растениях из родов *Mespilus*, *Rosa*.

Мучнистая роса. Вызывается грибами из родов *Phyllactinia*, *Sawadaea*, *Sphaerotheca*. Первые два рода встречаются в Крыму на плодах древесных растений крайне редко. Так, *Sawadaea bicornis* встречается на плодах *Acer campestre*, которые образовались на ведьминых метлах. На этом же растении плоды на нормально развитых генеративных побегах остались непораженными. Аналогично обстоит дело и с плодами *Fraxinus ornus*, которые были сильно повреждены растительноядными клещами. Гриб *Sphaerotheca pannosa* встречается повсеместно на *Persica vulgaris* и *Rosa canina*.

Кармашки. Заболевание, известное под названием "кармашки слив", вызывает гриб *Taphrina pruni*. В Крыму оно отмечено на трех видах рода *Prunus*. Основным питающим растением является *P. divaricata*. В годы с климатическими аномалиями развитие гриба приобретает размеры эпифитотий, что приводит к гибели до 90 % урожая. На *P. pissardi* и *P. spinosa* гриб отмечается реже, он встречается лишь в годы сильных эпифитотий.

Плодовая гниль. Вызывается грибами *Monilia fructigena* и *Botrytis cinerea*. Оба вида встречаются практически на всех плодовых растениях семейства Rosaceae, но чаще на видах *Malus*, *Persica*, *Amygdalus*. Вид *Botrytis cinerea* встречается на всех растениях, плоды которых имеют мясистый охолоплодник.

13.3 Болезни листьев

На листьях древесных растений в Крыму выявлено 337 видов биотрофных грибов. Они найдены на всех рассматриваемых нами растениях. Грибы относятся к группе митоспоровых грибов - 76 %, и

подотделам Ascomycotina 15 % и Basidiomycotina 9 %. Они вызывают различные поражения листьев, которые хорошо диагностируются по морфологическим признакам. К наиболее распространенным относятся пятнистости, которые разделяются на следующие группы:

Бурая пятнистость вызывается грибами из родов *Phyllosticta*, *Cercospora*, *Marssonina*, *Entomosporium*. В Крыму грибы рода *Phyllosticta* отмечены на каждом третьем из рассматриваемых нами растений. Грибы, вызывающие пятнистость этого типа, встречаются во всех экотопах Крыма, но наиболее интенсивное их развитие наблюдается в местах интродукции растений и на границах естественных ареалов.

Белая пятнистость вызывается грибами рода *Septoria*, *Ascochyta*, *Phleospora*. В отличие от первой группы, грибы этого типа встречаются гораздо реже, и интенсивность их развития невысокая. Общее количество поражаемых ими растений в Крыму не превышает 10%. Наибольшая распространенность грибов этой группы отмечена на *Berberis vulgaris*, *Clematis vitalba*, *Populus pyramidalis* практически во всех местах их произрастания. Грибы рода *Septoria* и *Ascochyta* чаще встречаются на древесных породах, чем на кустарниках или лианах (рис. 13-2).

Красная пятнистость вызывается специализированным видом из рода *Polystigma*, который встречается исключительно на растениях рода *Prunus*. В Крыму он часто отмечается на *Prunus spinosa* в местах его естественного произрастания. Интенсивность развития гриба в сухих местах невысокая, в свежих и влажных значительная.

Черная пятнистость вызывается тремя видами грибов из родов *Rhynisma*, *Ectostroma*, *Marssonina*. У грибов хорошо прослеживается специализация по родам растений. Гриб *Melasmia acerina* в Крыму отмечен на дикорастущих видах *Acer campestre* и *Acer stevenii*, на культивируемых *Acer platanoides* и *Acer pseudoplatanus*. На остальных 11 видах интродуцированных кленов гриб не выявлен. Гриб *Ectostroma liriiodendri* вызывает интенсивную (до преждевременного листопада) черную пятнистость листьев у *Liriodendron tulipifera* (Никитский ботанический сад). На Черноморском побережье Кавказа, где это растение широко распространено в парковых ценозах, этот гриб не встречается. Черную пятнистость вызывает и гриб *Marssonina rosae*, хозяевами которого являются растения рода *Rosa*. Интенсивность развития гриба значительно колеблется в зависимости от сорта. На дикорастущих видах *Rosa* гриб не встречается.

Дырчатую пятнистость вызывает гриб *Clasterosporium carpophllum*. В Крыму он отмечен на представителях трех родов косточковых плодовых растений *Amygdalus*, *Padus*, *Persica*.

Мучнистая роса. Этот тип болезни вызывает группа грибов порядка Erysiphales, насчитывающая девять родов и 29 видов. Мучнисто-росяные грибы выявлены на листьях 20 % древесных пород, 37 %

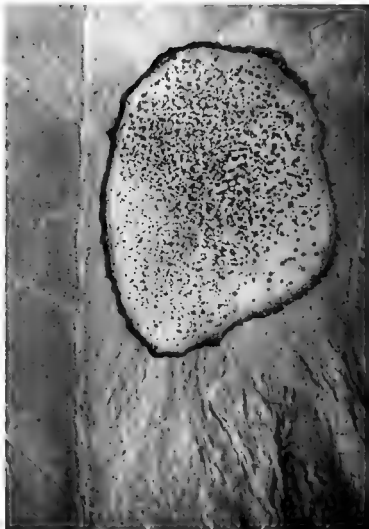


Рис. 13.2. Из-за питательности тканей поврежденного растения могут развиваться грибы из родов *Septoria*, *Phyllosticta*, *Ascochyta*

кислоты и 35 % полужестких, лиан. Наиболее распространены грибы родов *Microsphaera* *Phyllosticta*, *Ascochyta*, *Septoria*. Они встречаются во всех экологических зонах.

Мучнисто-росяные грибы, выявленные на листьях вечнозеленых растений в Никитском ботаническом саду, известны как в стадии голоморфы, так и только в стадии анаморфы. Исключительно анаморфой *Oidium*. *Pseudoidium* представлены мучнисто-росяные грибы на некоторых вечнозеленых растениях из Китая, Кореи, Японии, Индии. Интенсивность развития грибов в этой стадии, как правило, очень высокая, что влияет на декоративные свойства растений

Ржавчина. В Крыму этот тип болезни вызывают 28 видов грибов из 11 родов, принадлежащих к подотделу Basidiomycotina. Ржавчинными грибами поражается 10 % растений, среди которых насчитывается 13 % древесных пород, 8 % кустарников, 20% полукустарников, лиан. На древесных породах доминируют грибы родов *Coleosporium*, *Gymnosporangium*, *Melampsora*, *Pileolaria*, *Tranzschelia*, *Zaghouania*. На кустарниках выявлены представители родов *Cuminiciella*, *Gymnosporangium*, *Phragmidium*, *Puccinia*, *Uromyces*. На полукустарниках и лианах известны грибы родов *Graphiola*, *Phragmidium*, *Puccinia*, *Uromyces*. Родовые комплексы ржавчинных грибов кустарников и полукустарников сходны

Практически у всех родов грибов четко выражена специализация по питающим растениям. Так, грибы рода *Melampsora* специализированы на растениях семейства Salicaceae; *Cronartium*, *Coleospora* — на Pinaceae; *Gymnosporangium*, *Tranzschelia*, *Phragmidium* — на Rosaceae; *Zaghouania* — на Olacaceae; *Uromyces* — на Fabaceae; *Pileolaria* — на Anacardiaceae; *Cuminiciella* — на Berberidaceae. У грибов рода *Puccinia* подобная специализация не выявлена, виды этого рода обнаружены на 8 видах растений различных семейств.

Курчавость Этот тип болезни вызывается семью видами грибов рода *Taphrina*, которые выявлены на 10 видах древесных пород. Распространенность грибов невысокая, в основном это специализированные виды, встречающиеся на растениях одного рода. Распространены во всех экотопах Крыма. Три вида гриба *T. acerina*, *T. carpin*, *T. cerasi* вызывают образование ведьминых метел, последний вид имеет эпифитотийный характер развития на *Artemisia vulgaris* в Степном Крыму (рис. 13-3). На *Acer campestre* и видах *Carpinus* ведьмины метлы образуются гораздо реже, они меньших размеров, и болезнь не носит эпифитотийного характера. Слабое поражение единичных листьев вызывает грибок *T. pruni*, в основном он развивается на плодах. Очень сильную курчавость листьев в Крыму вызывает грибок *T. deformans* на *Persica vulgaris*.

Парша. Вызывается грибами рода *Fusicladium*. В Крыму выявлено 7 видов грибов на 10 растениях. Грибы специализированы по родам растений. Сильное развитие грибов наблюдается на видах *Pyrus*



*Рис. 13.3 Биотрофный гриб *Tarictia cerasi* вызывает болезнь
“ведьмины метлы” на абрикосе в Степном Крыму*

commutis и *P. elaeagnifolia*, поражаются до 100 % листьев. Из 5 видов *Sorbus*, естественно произрастающих и культивируемых в Крыму, наиболее восприимчивым к поражению грибами оказался *Sorbus graeca*.

Увядание. Характерно для молодых листьев листопадных растений и для части вечнозеленых интродуцентов. Вызывается некоторыми видами грибов порядка *Moniliales* и *Melanconiales*, в частности, из родов *Monilia*, *Botrytis*, *Volutella*, *Cladosporium*, *Alternaria*. Некоторые виды грибов специализированы по родам и семействам растений. Наибольшая вредоносность отмечена у *Gloeosporium platani*, гриб вызывает увядание листьев всех видов *Platanus*. Особенно сильно поражается *P. acerifolia* в благоприятные для развития гриба годы. Увядание и осыпание молодых листьев достигает 70-80 %, молодые растения в этом случае погибают в тот же год.

Из сапротрофов наибольшее распространение получили грибы рода *Alternaria*. В Крыму нами выделено из некротических тканей четыре вида грибов: *A. alternata*, *A. tenuissima*, *A. longissima*, *A. state*. Это плесневальные виды, у которых нет четко выраженной специализации по питающим растениям. По литературным данным, в качестве возбудителей болезней листьев они известны на видах *Platycladus*, *Betula*, *Viburnum*, *Diospyros*, *Malus*, *Pyrus*, *Rosa*. В Крыму выявлены эти грибы во вредоносной фазе на 43 видах древесных растений, большая часть которых происходит из Китая, Японии, Средиземноморья. На вечнозеленых лиственных растениях грибы встречаются чаще (75%), чем на листопадных (10%) и хвойных (15 %).

Шютте. Тип болезни, характерный только для хвойных пород. Болезнь хвои вызывается двумя видами сумчатых грибов - *Lophodermium pinastri* и *Herpotrichia nigra*. Встречаются на видах *Pinus pallasiana* и *P. sylvestris* только в искусственных ценозах за пределами естественного ареала. Интенсивность развития грибов невысокая.

Таким образом, на листьях древесных растений легко выделяется по морфологическим признакам 11 типов болезней грибной этиологии (табл. 13-1).

13.4 Болезни побегов

На побегах древесных растений выявлено 913 видов микромицетов, из которых 624 отнесены к биотрофным видам. В частности к группе митоспоровых грибов принадлежит 512 видов, подотделам *Ascomycotina* 100, *Basidiomycotina* 12. Эти грибы вызывают пять типов болезней побегов (табл. 13-2).

Таблица 13.1. Основные типы болезней листьев древесных пород

[illegible]

Таблица 13 2. Основные типы болезней побегов древесных растений

Тип болезни	Род гриба	Частота встречаемости, %
Некроз	<i>Arctia-ur-actin</i> и <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i>	80-95
Трахеомикоз	<i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i>	1-3
Антракноз	<i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i>	1-5
Ржавчина	<i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i>	1-3
Увядание	<i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i> <i>Arctia-ur-actin</i>	1

Некроз Это основной тип болезни, который характерен для всех древесных растений. Вызывается, в основном, грибами из семейств Sphaeropsidaceae, Melanconiaceae, Moniliaceae. Искусственные насаждения и древесные интродукты больше подвержены этому заболеванию, чем аборигенные виды. В этой группе есть грибы, вызывающие эпифитотии.

Трахеомикоз. Этот тип болезни вызывают грибы из родов *Orphostoma*, *Verticillium*, которые приурочены к определенным

растениям. Эпифитотийный характер развития грибов зависит от влияния абиотических факторов. Голландская болезнь, вызываемая грибом *Ophiostoma ulmi*, встречается повсеместно в местах произрастания растений семейства *Ulmaceae*. Периодические вспышки эпифитотий отмечаются постоянно в России, на Украине, в Бельгии, Великобритании, Дании, Италии, США и других странах.

Антракноз. Вызывается несколькими видами грибов из семейства *Moniliaceae* и *Melanconiaceae*. Грибы поражают, в основном, сидеритические побеги и побеги IV порядка на растениях родов *Platanus*, *Salix*, *Quercus*.

Ржавчина. Вызывается тремя видами ржавчинных грибов из родов *Gymnosporangium*, *Puccinia*, *Uromyces*. Характерна для родов *Crataegus*, *Juniperus*, *Genista*. Грибы вызывают ненормальное разрастание (гипертрофию) побегов и даже стволов. Некоторые виды грибов представляют серьезную угрозу для существования отдельных растений (*Juniperus excelsa*).

Увядание. Болезнь характерна для однолетних побегов многих интродуцентов. Вызывается несколькими видами из семейства *Moniliaceae*. Повреждая репродуктивные органы, эти грибы могут вызывать увядание и молодых недревесневших побегов.

Листья-резерваты некротрофных грибов. На листьях вечнозеленых древесных растений-интродуцентов в Крыму выявлено 25 видов грибов, вызывающих различные некротические и раковые заболевания побегов древесных пород (табл. 13-3).

Большинство видов грибов относится к группе митоспоровых грибов порядкам *Melanconiales* и *Sphaconiales*. Грибы трех родов — к подотделу *Ascomycotina* и одного — к *Basidiomycotina*. Появление неспециализированных видов на листьях — явление довольно редкое и практически не изученное. О единичных находках некротрофного гриба *Pestalotia neglecta* на листьях *Eucalyptus japonica* в ботанических садах Болгарии сообщают С. В. Ванев, М. Н. Тасева (1990). Грибы рода *Cytospora* нами выявлены на листьях шести видов древесных пород. В литературе зафиксировано около 30 случаев отклонения грибов этого рода от нормы специализации. В частности, грибы рода *Cytospora* были найдены на *Ephedra procera* и *Rosa chinensis* (Герушицкий, 1982). Наши находки сделаны в arboretume Никитского ботанического сада на *Laurocerasus officinalis*, *Osmanthus fragrans*, *Punica granatum*, *Quercus agrifolia*, *Lonicera fragrantissima*, *Cotoneaster serotina*. Пикниды грибов образуются на верхней стороне листьев, они очень мелкие, в связи с чем трудно провести идентификацию гриба. На первых пяти растениях грибок определен как *Cytospora leucosperma*, на последнем как *Cytospora schulzeri*.

Таблица 13-3. Грибы побегов, найденные на листьях древесных растений в Крыму

Вид гриба	Растение - хозяин	Эколог
<i>Cytospora leucosperma</i>	<i>Laurocerasus officinalis</i>	C ₂
	<i>Lonicera fragrantissima</i>	C ₂
	<i>Osmanthus fragrans</i>	C ₂
	<i>Punica granatum</i>	C ₂
	<i>Quercus agrifolia</i>	C ₂
<i>Cytospora achillean</i>	<i>Cotoneaster serotina</i>	C ₁
<i>Diplodia</i> sp.	<i>Daphne laureola</i>	C ₂
<i>Diplodia</i> sp.	<i>Cotoneaster serotina</i>	C ₂
<i>Phoma berberidis</i>	<i>Berberis oblonga</i>	C ₂
<i>Phoma juniperi</i>	<i>Juniperus foetidissima</i>	C _{2n}
<i>Phoma pallasiana</i>	<i>Pinus pallasiana</i>	B ₀
<i>Phoma sp.</i>	<i>Sambucus nigra</i>	C ₂
<i>Phoma sp.</i>	<i>Maltonia bealii</i>	C ₂
<i>Macrophoma candidella</i>	<i>Buxus sempervirens</i>	C ₂
<i>Macrophoma mirbelii</i>	<i>Buxus balearica</i>	C ₁
	<i>Buxus sempervirens</i>	C ₂
<i>Sphaeropsis visci</i>	<i>Viscum album</i>	D ₁
<i>Cornus mirabilis</i>	<i>Cornus mas</i>	C ₂
<i>Corylocium microstictus</i>	<i>Viburnum tinus</i>	C ₂
<i>Pestalotia diospyri</i>	<i>Diospyros kaki</i>	C ₂
<i>Pestalotia elaeagni</i>	<i>Elaeagnus argentea</i>	C ₂
<i>Pestalotia myrti</i>	<i>Myrtus communis</i>	C ₂
<i>Pestalotia fusca</i>	<i>Cephalotaxus harringtonica</i>	C ₃
	<i>Cryptomeria japonica</i>	C ₂
<i>Pestalotia nerii</i>	<i>Nerium oleander</i>	C ₁
<i>Scirrhium viburni</i>	<i>Viburnum tinus</i>	C ₁
<i>Stigmata nathansonii</i>	<i>Laurocerasus officinalis</i>	C ₂
<i>Juniperia berberidis</i>	<i>Juniperus oxycedrus</i>	B ₀
<i>Phoma sp.</i>	<i>Viburnum tinus</i>	C ₃
<i>Leptosphaeria ruscii</i>	<i>Ruscus ponticus</i>	C ₂
<i>Microstroma juglandis</i>	<i>Juglans regia</i>	C ₂
<i>Microstroma ulmi</i>	<i>Quercus robur</i>	B ₂

Кроме грибов рода *Cytospora* следующее место по распространенности занимает род *Pestalotia*, он также выявлен на вечнозеленых и некоторых хвойных растениях. Распространенность и интенсивность развития перечисленных грибов обычно невысокая, чаще всего это единичные находки. Исключение составляют виды *Sphaeropsis visci*, *Leptosphaeria ruscii*, *Macrophoma mirbelii*, в местах произрастания растений-хозяев интенсивность развития этих грибов бывает очень высокой.

Таким образом, зная тип болезни растения, можно прогнозировать нахождение на нем тех или иных видов грибов. Таксономическую принадлежность биотрофных грибов при этом можно установить до рода, а в отдельных случаях и до вида.

12.5 Болезни стволов

Наибольшее распространение на древесных растениях имеют четыре типа болезней стволов, вызываемых грибами.

Некроз или рак стволов Вызывается биотрофными микромицетами из порядков Sphaeropsidales, Melanconiales, Diaporthales. У растений в возрасте до 20 лет вероятность такого заболевания, как рак стволов, составляет от 50 до 100 %. У интродуцированных растений она выше, у аборигенных видов меньше. С возрастом устойчивость древесных растений к раковым болезням заметно повышается. Однако, отдельные виды всегда сильно болеют и даже погибают от рака стволов независимо от возраста. К таким растениям относятся, например, виды *Populus*, основной болезнью которых является цитоспороз. Болезнь вызывается видами грибов *Cytospora*. Рак стволов у *Ficus carica* (Крым, Украина) вызывает биотрофный гриб *Phomopsis cinerea*. Он встречается как на молодых растениях, так и на старых. Рак стволов всех плодовых растений вызывается также биотрофными микромицетами из родов *Cytospora*, *Phomopsis*, *Sphaeropsis*, *Camarosporium*, которые распространяются по всему стволу от вершины до комля. Практически все древесные интродуцированные растения, находящиеся в зоне дискомфорта, обречены на эту болезнь.

Рак стволов часто наблюдается и у эндемичных, редких и исчезающих видов растений, которые культивируются близко от их естественного ареала. Растения, которые подвержены этой болезни, недолговечны, их возраст обычно не превышает 40-50 лет.

Ржавчина Болезнь стволов вызывается ржавчинными грибами из родов *Gymnosporangium*, *Cronartium*. По характеру действия она напоминает рак стволов. Основное отличие этой болезни заключается в том, что поражается не весь ствол дерева в целом, а только отдельные его части. В отличие от некрозного рака стволов, который распространен как на лиственных, так и на хвойных растениях, ржавчина встречается исключительно на хвойных. Причем, не на всех, а только на некоторых видах. Наиболее известна ржавчина стволов у *Juniperus excelsa* (Крым). В местах, где ареал этого растения граничит с рекреационными территориями, зараженность можжевельника высокого составляет 70-90 %. Эта болезнь вызывает раннее отмирание растений. Причиной столь сильного развития ржавчины на *Juniperus excelsa* является близкое соседство их со многими розоцветными и, прежде всего, с видами *Pyrus*, которые являются основными хозяевами этого гриба. *Juniperus excelsa* является промежуточным хозяином ржавчинного гриба, на нем происходит развитие уредо- и телейтоспор. Ржавчина вызывает образование открытых ран на стволах, в местах развития гриба стволы деформируются. Если ржавчина появилась на растении, она уже никогда не исчезает. Болезнь год за годом расширяет зону поражения, ежегодно ослабляя все растение.

К болезням, известным под названием ржавчина, можно отнести и ржавчину стволов у *Pinus strobus*, вызываемую грибом *Cronartium ribicola*. Действие гриба и развитие болезни, как у *Juniperus excelsa*. Эта болезнь захватывает центральную и комлевую часть ствола, она встречается как в естественном, так и в искусственном ареале и является причиной отмирания этой сосны.

Другой вид ржавчины, *Cronartium flacidum*, вызывает смоляной рак у *Pinus sylvestris* в ее естественном ареале. Гриб поражает только верхнюю часть ствола взрослых растений. Из места поражения обильно выделяется смола, поэтому ниже поражаемого места образуются смоляные желваки, которые и являются признаком этой болезни. Смоляной рак вызывает отмирание верхней части стволов, вершин у взрослых растений.

Центральная гниль. Этот тип болезни вызывают как специализированные к виду или роду растения трутовые грибы, так и трутовики полифаги, которые паразитируют на живых растениях. Центральная стволовая гниль, вызываемая специализированными грибами, наблюдается у аборигенных растений в их естественном ареале. На древесных интродуцентах с высокими адаптационными свойствами также могут встречаться специализированные трутовые грибы. Стволовую гниль вызывают многолетние трутовики из родов *Phellinus*, *Pyrofomes*, *Antrodia*, *Ganoderma*. Они встречаются всегда и являются признаком "старческой" болезни древесных растений. Каждый вид растения в естественном ареале имеет свой трутовый специализированный гриб, который появляется на растении только в определенном его возрасте. На видах *Pinus* таким грибом является *Phellinus pin*, на *Juniperus excelsa* — гриб *Pyrofomes demidoffii*, на видах *Quercus* — *Phellinus robustus*, на *Populus tremula* — *Phellinus tremulae*.

Если специализированные трутовые грибы, вызывающие центральную стволовую гниль появляются раньше времени, это свидетельствует или об общем ослаблении популяции, или о том, что растение находится не в зоне оптимума, а в зоне адаптации или даже интродукции, или в насаждении имеется высокий инфекционный фон этого гриба. В зоне интродукции и дискомфорта центральную стволовую гниль у древесных растений вызывают обычно однолетние трутовики из родов *Inonotus*, *Laetiporus*, *Polyporus*, или же многолетние трутовики полифаги, такие, как *Fomes fomentarius*, *Phellinus ignarius* и другие. Возраст поражаемых растений в этом случае в 2-5-10 раз ниже, чем при поражении их специализированными грибами. Интенсивность развития или количество плодовых тел грибов в культивируемом ареале на одном растении в 3-5 раз выше, чем в естественном ареале. Плодовые тела трутовых грибов, вызывающих стволовую гниль, обычно появляются через 10-15 лет после их заражения спорами и за 10-15 лет до полного отмирания растения. Поэтому большое значение в профилактике

болезней стволов имеет недопущение ран на стволах и своевременная их обработка антисептиками.

Распространению и развитию трутовых грибов, вызывающих стволовые гнили, способствуют раковые, некротические болезни стволов, ржавчина. Они повышают вероятность преждевременного развития трутовых грибов в 5-10 раз.

Периферическая гниль. Этот тип болезни древесных растений характерен при механических повреждениях стволов или при повреждении их абиотическими факторами. Гниль вызывается грибами из самых разных групп, однако все они имеют общие признаки. Плодовые тела таких грибов преимущественно сухие, кожистые, небольшие, однолетние, реже многолетние. Это грибы из родов *Stereum*, *Coriolus*, *Funaria*, *Lentulus*, *Flammulina*, *Daedalea* и другие. Как правило, это специализированные ксилотрофы. Они не могут представлять такой опасности для растущих растений как виды, вызывающие центральную стволовую гниль. Эти грибы вызывают местную периферическую гниль стволов. Действие таких грибов бывает выражено в виде дупел на стволах, отслаивания коры, отмирания части кроны. В любом случае появление грибов этой группы является следствием нарушения нормального роста растения, при знаке его общего ослабления.

Цветковые паразиты Основной тип болезни стволов негрибного происхождения. Вызывается цветковыми растениями из семейства *Loranthaceae*. Наиболее известной является *Viscum album*, которая встречается как на хвойных, так и на лиственных породах. Так, на Украине омела белая зарегистрирована почти на 100 видах древесных растений. Она может расти одинаково хорошо на побегах и стволах растений самого разного возраста, происхождения, таксономической принадлежности. Распространяется с помощью птиц, которые разносят семена *V. album* на расстояние 1-2 км. При прорастании семени на стволах образуются муфтообразные вздутия, появляются трещины и незаживающие раны. Места поражений являются воротами инфекции для многих биотрофных грибов.

Некоторые виды этого семейства являются специализированными. К таким можно отнести *Arceuthobium oxycedri*, который распространен только на растениях семейства *Cupressaceae*. В Крыму этот вид паразитирует на 20 видах и формах растений из родов *Cupressus*, *Platycladus*, *Juniperus*. Чаще всего он поражает как раз стволы, а не побеги. При сильном развитии в течение 5-10 лет вызывает полное отмирание взрослых растений.

Еще один вид, *Loranthus europea*, имеет ограниченное распространение в Европе, он встречается на некоторых видах *Quercus*. Сведениями о поражении стволов этим паразитом мы не располагаем.

В **таблице 13-4** представлены основные показатели распространенности того или иного типа болезни стволов древесных растений.

нарушает кислородное питание корней, и они отмирают. На начальном этапе отмирания никаких грибов на корнях нет. Зато наблюдается интенсивное развитие фитопатогенных бактерий. Только на полностью отмерших корнях появляются ксилотрофные виды грибов, как микромицетов, так и базидиальных. Почти всегда на корнях, отмерших от переувлажнения, встречаются грибы из рода *Rossellinia*, в частности, вид *R. necatrix*. Нахождение этого гриба на корнях послужило поводом для некоторых микологов считать его причиной отмирания древесных растений. Это совершенно неправильный вывод, который упорно пропагандируется в фитопатологической литературе. Достаточно заметить, что этот гриб встречается на гнилой древесине, а не на коре, и что он не имеет конидиальной стадии, чтобы убедиться, что мы имеем дело с типичным ксилотрофным микромицетом. В естественных условиях гибель растений от вымокания наблюдается там, где нарушен гидрологический режим больших территорий.

Задыхание корней у древесных растений происходит и при засыпании землей корневой шейки у молодых растений или комлевой части ствола у взрослых. Почти все древесные растения отрицательно реагируют на это, но особенно чувствительны все же ксерофитные растения. Если засыпать землей комлевую часть взрослого растения на 30-40 см, то оно оточрет в течение последующих 5-10 лет. Аналогично реагируют растения на бетонирование или асфальтирование мест под их кронами. Задыхание корней обычно наблюдается в парках, городских насаждениях.

Корневая гниль. Из всех рассматриваемых нами болезней корней это самый распространенный тип болезни. В Крыму корневую гниль у древесных растений вызывают 19 видов трутовых грибов. Чаще всего корневую гнилью поражаются интродуцированные растения. По видовому разнообразию грибов и по частоте встречаемости они в 5-10 раз выше, чем среди аборигенных видов. На интродуцентах обычно доминируют многолетние трутовые грибы с широким кругом питающих растений. Как правило, выделяются один или два вида таких грибов полифагов. В Крыму, например, среди интродуцированных растений широко распространены *Phellinus torulosus* — 70 растений-хозяев (рис. 13-4) и *Ganoderma applanatum* — 60. Эти грибы поражают растения в любом возрасте, начиная с 20-летнего, чаще всего в возрасте от 50 до 100 лет. Грибы, вызывающие центральную корневую гниль, в итоге определяют продолжительность жизни интродуцентов и успешность интродукции в целом.

У аборигенных растений корневая гниль вызывается однолетними трутовыми грибами. Преимущественно это грибы из родов *Inonotus*, *Phaeolus*, *Fistulina*, *Abortiporus*. Возраст поражаемых растений обычно на порядок выше, чем у интродуцированных видов. Грибы, вызывающие центральную корневую гниль у аборигенных растений, встречаются

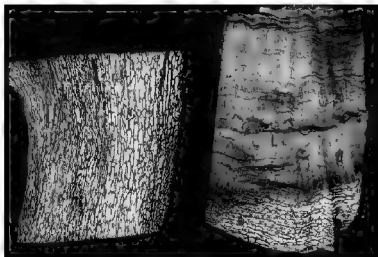


Рис. 13-4. Мраморовидный тип гнили является II стадией разрушения древесины *Arbutus andrachne* и вызывается грибом *Phellinus torulosus*

только на старых и перестойных растениях, и никогда на молодых (рис. 13-5). Это их существенное отличие от видов, паразитирующих на интродуцентах.

Опенок. Болезнь корней, вызываемая грибом *Armillaria mellea*. Пораженные растения отмирают в течение одного вегетационного сезона. При этом ранние признаки заболевания практически не фиксируются. Также не фиксируется и источник болезни, который находится в земле. Распространение болезни происходит в результате контакта здоровых и пораженных корней. Плодовые тела *Armillaria mellea* в сухих местах могут вообще не образоваться, и гриб развивается исключительно в стадии мицелия. Диагностическим признаком поражения растения опенком является наложение на корни и в комлевой части под корой мицелиальных плесков гриба. Они хорошо заметны при снятии коры ножом. Кроме того, в местах развития опенка наблюдается куртинное выпадение растений, которое ежегодно расширяется. Поражаются опенком растения в возрасте от 5 до 40 лет. Местом начального развития гриба являются не выкорчеванные пни и корни отмерших ранее растений, которые погибли не от грибных болезней. В таких местах не рекомендуется высаживать новые растения, так как они почти всегда поражаются опенком. Болезнь широко



*Рис. 13-5. Лакированный трутовик *Ganoderma lucidum* вызывает корневую гниль у растущих деревьев.*

Корневая губка Вызывается патогенным базидиальным грибом *Peterobasidium annosus*. Гриб поражает как хвойные, так и лиственные древесные растения. Известен на более чем 100 видах растений.

Особенно большой вред эта болезнь наносит хвойным растениям. Корневая губка имеет распространение в естественном и искусственном ценозах. В искусственных посадках вредоносность ее гораздо выше. Гриб вызывает куртинное выпадение растений в монокультурах. При сильном развитии болезни такие куртины достигают нескольких гектаров. Плодовые тела гриба вырастают на корнях, у основания дерева. Распространяется спорами, а также при контакте инфицированных и здоровых корней. Гриб вызывает центральную корневую гниль, которая поражает все корни и даже заходит в комлевую часть ствола. Растения погибают постепенно, а не внезапно, как при поражении опенком. В очень сухих местах плодовые тела гриба часто не формируются. Диагностировать болезнь в этом случае надо по куртинному выпадению растений и по наличию центральной бурой корневой гнили.

Макромицеты При отмирании древесных растений на поверхности почвы у комля часто появляются макромицеты из родов *Coprinus*, *Hypholoma*, *Hydnium*. Они имеют явную приуроченность к корням древесных растений, что дает основание некоторым микологам относить их к патогенным видам. На самом же деле макромицеты являются всего лишь индикаторами определенного состояния уже отмирающего растения. По нашим наблюдениям, грибы рода *Coprinus* появляются у основания древесных растений за 1-2 года до полного их отмирания. Грибы рода *Hydnium* появляются обычно через один год на корнях растений рода *Pinus*, которые погибли от пожара. А грибы рода *Hypholoma* появляются на корнях сосен через 1-2 года после полного их отмирания. Нет никаких оснований считать, что эти грибы могут вызывать болезни корней у растущих растений.

Таблица 13-5. Основные типы болезней корней древесных растений и их распространенность

Тип болезни	Основные рода грибов, вызывающих болезнь	Распространенность болезни, %
Увядание	<i>Lasiotheca</i> , <i>Pezizium</i>	2
Задыхание	<i>Rhizoglyphus</i>	5
Корневая гниль	<i>Aurantiporia</i> , <i>Phaeoacremon</i> , <i>Laetisporium</i> , <i>Inonotus</i> , <i>Abruptoria</i> , <i>Phaeolus</i> , <i>Dendroica</i> , <i>Fomitella</i> , <i>Lomatium</i> , <i>Heteroporia</i> , <i>Phyllosticta</i>	70
Опенек	<i>Armillaria</i>	10
Корневая губка	<i>Heterobasium</i>	5
Макромицеты	<i>Coprinus</i> , <i>Hypholoma</i> , <i>Hydnium</i>	4
Цветковые паразиты	<i>Orobancha</i>	3

Цветковые паразиты. Болезни корней у некоторых видов древесных растений, в частности, лиан, вызывают цветковые паразиты. Наиболее известным видом является *Orobanche hederaceae*, заразиха, которая паразитирует на корнях *Hedera helix*, а также других видах *Hedera*. Распространена в естественном и искусственном фитоценозах. Большой вред заразиха наносит в парках, где распространенность ее достигает 50-70 %. Она снижает декоративные качества этого растения, задерживает рост, способствует развитию на этом растении вредителей. Огромное количество белых стеблей этого цветкового паразита нарушает эстетическую ценность парковых композиций.

Основные типы болезней корней представлены в *таблице 13-5*. Распространенность этих болезней изменяется от 2-3 % до 70 %.

14. Теории иммунитета растений

14.1 Иммунитет как проблема в биологии

Термин "*иммунитет*" впервые был предложен И.И. Мечниковым в 1910 году. Он означает невосприимчивость или устойчивость растений к той или иной болезни, резистентность организма в отношении агрессии паразита. Явление это достаточно широко распространено в природе и характерно для всех растений. Это, прежде всего, хозяйственная оценка растения. На практике термин иммунитет употребляется широко: в отношении как конкретных болезней, так и "устойчивых" сортов, "иммунных" видов, что с биологической точки зрения неверно. Иммунный вид не всегда бывает жизнеспособным, чаще всего наоборот. Поэтому при иммунологической оценке растения целесообразно разделять хозяйственный и биологический признаки.

Абсолютного иммунитета в природе не существует. Есть более или менее сильная или слабая поражаемость отдельных органов или частей растений патогенами, что связано с различными аспектами их жизни. Грибы выступают тонкими индикаторами состояния растительного организма, чутко реагирующими на различные его изменения. Между грибами и растениями существует неразрывная связь, которая сформировалась в процессе их длительной коэволюции. Она приобрела форму симбиоза. По мнению некоторых исследователей, эти отношения построены на молекулярном или клеточном уровне. Поиск этих связей привел к разработке теорий иммунитета: механической, физиологической, химической, эволюционно-генетической и других. В каждой из этих теорий делается попытка изложить свою версию о причинах заболевания у растений. Пока это не удалось сделать никому, поскольку нет единого мнения о природе самих грибов.

С момента возникновения науки о болезнях растений изучение причин заболеваний и природы грибов шло по двум основным направлениям: одни исследователи рассматривали патогенные грибы как продукт растения, возникающий на стадии нарушения его физиологических функций, другие считали грибы независимыми, самостоятельными видами, организованными в патосистемы. Еще Плиний - младший (I в. н. э.) утверждал, что существует аналогия между болезнями человека и болезнями растений, сравнивая больные стволы с туловищем, почки и листья - с глазами. По Плинию, источники болезни самозараждаются под воздействием климатических факторов (холод, жара, роса) и находятся под влиянием планет.

Мысль о том, что болезни растений и появление на них грибов вызваны внутренними причинами, высказывали Р. Гук (1665), Б. Турнефор (1705), С. Хальс (1727) (цит. по Курсановой 1988). Они рассматривали

патогенные грибы, паразитирующие на больном растении, как результат болезни, а не ее причину. Веские доводы приводились в пользу противоположной теории. Основным аргументом исследователей, утверждавших что грибы являются причиной болезни, было то, что при искусственном заражении сохранялись все симптомы болезни. Тем самым доказывалась автономность существования патогена и возможность передачи инфекции от больного растения к здоровому (*De Bary, 1853*)

14.2 Основные теории иммунитета растений

На сегодняшний день известно 17 теорий иммунитета у растений. Впервые их обобщил и проанализировал в 1926 г. *Н.И. Вавилов*.

Механическая теория иммунитета. Явление устойчивости основано на особенностях строения и роста растительных органов, препятствующих развитию и проникновению в ткани грибов и бактерий. Как фактор устойчивости рассматриваются такие морфологические и анатомические особенности покровных тканей, как сильное развитие коры, кутикулярных слоев, восковой налет, густое опушение, мелкие размеры устьиц и малое число их. Имеются многочисленные факты, говорящие в пользу этой теории. Так, например, сорта малины с толстым голубым восковым налетом являются устойчивыми к грибу из рода *Sclotthium*, сорта картофеля с толстой кожурой устойчивы к фитофторозу и т.д. Особенности габитуса растений также влияют на иммунитет: например, сорта картофеля с раскидистой формой куста и с голыми листьями сильнее поражаются фитофторозом, чем сорта с мелкими опушенными листьями. К признакам механического иммунитета относят и быстроту зарубцевания ран и трещин в покровных тканях: чем раньше зарастет рана, тем меньше шансов остается для патогена. Препятствием для проникновения грибов, поражающих завязи цветков, например, для головневых, спорыньи являются особенности закрытого цветения. Здесь сказывается несовпадение ритмов развития грибов и цветков.

Явление перерастания тканей растений гиф гриба также считают признаком механического иммунитета. Как пример рассматриваются случаи ухода зараженных растений от гриба благодаря быстрому росту тканей, за которыми не успевает следовать рост гриба. В частности, скороспелые сорта практически не поражаются головней.

Фитонцидная теория иммунитета, предложенная в 1928 г. *Б.П. Токиным*, является одной из основных теорий механического иммунитета. Суть ее заключается в том, что эфирные масла у растений ингибируют прорастание спор грибов, попавших на поверхность. Процесс образования фитонцидов, или летучих веществ, является эволюционно выработанным биологическим приспособлением, в результате которого живое растение постоянно продуцирует химические

вещества, предохраняющие его от вредных насекомых, грибов и бактерий (Токин, 1933, 1942).

Теории механического иммунитета не прошли проверку временем. Было установлено, что механическое препятствие действует на патоген пассивно. Даже в явлениях механической устойчивости, связанных с активностью клеток растения: зарубцевании ран, перерастании тканями грибкицы и выделении железами секретов - все эти процессы идут безотносительно к грибам и не являются реакцией на внедрение патогенов.

Физиологический иммунитет. В отличие от механического, он характеризуется активной реакцией клеток растения-хозяина на внедрение паразита. Например, различие в заражении восприимчивых и невосприимчивых растений проявлялось в том, что проросшие гаустории гриба у невосприимчивых особей отмирали на 3-4 день, а в опытах с восприимчивыми сортами гриб как бы стимулировал рост клеток растения.

Осмотическая теория иммунитета предложена Д. Мак-Дуглом и В. Кэнноном (Mc Dougal, Cannon, 1910). Предпосылкой этой теории явились данные о том, что во всех случаях естественного паразитизма растения-хозяева имеют более низкое осмотическое давление сока по сравнению их с паразитами, и что для установления искусственного паразитизма растения паразит должен иметь более высокое осмотическое давление, чем растение-хозяин. При пониженном тургоре растения-хозяина заражение происходит сильнее.

Гипотеза неполноценной среды Гарбера (Garber, 1954) рассматривает устойчивость растений к патогенам, основанную на пищевой неполноценности хозяина как конституционным свойстве растительных тканей.

Регрессионно-инфекционная теория иммунитета Т.Д. Страхова (1959) посвящена выяснению влияния среды на иммунитет растений. В ней подчеркивается, что регулируя условия питания растения можно существенным образом влиять на развитие заболевания: повысить устойчивость или усилить их восприимчивость к заболеваниям. Согласно этой теории, меняя условия окружающей среды можно воспроизводить механизм, приводящий инфекционные начала к гипоплазии, лизису, дегенерации (1959).

Теория общей адаптивности растений к условиям внешней среды предложена А.А. Жученко (1984, цит. по Курсановой, 1988). Согласно ей, появление коадаптированных блоков генов и интеграция генетической системы растений являются результатом эволюции этих организмов. В основе эволюции лежат закрепление способности к многообразию реакции на внешнюю среду за счет не индивидуального действия каждого гена, а комбинации этих действий в разнообразных сочетаниях. Иммунитет это результат взаимодействия многих составляемых, это интегрированный целостный процесс.

Теория иммуногенеза, предложенная МС Дуниным (1946), разработана с учетом особенностей взаимодействия паразита и растения в разные периоды его развития. Согласно этой теории, все болезни растений делятся на три группы, каждая из которых характеризуется приуроченностью к определенному периоду развития растения. В первую группу отнесены болезни, поражающие растения в ранний период развития, ко второй — характерные для старых растений, третья группа объединяет болезни, в течении которых отсутствует четко выраженная приуроченность к определенным фазам развития растений.

Фагоцитарная теория иммунитета, предложенная Н. Бернардом (Bernard 1909), основана на идеях ИИ Мечникова и возникла при изучении автором микоризы у орхидных. Суть ее сводится к тому, что клетки растения-хозяина переваривают проникающие гифы гриба без ущерба для своей жизни и вырабатывают таким образом защиту от проникновения других патогенных грибов. Фагоцитоз рассматривался как одно из проявлений симбиоза. В то же время подчеркивалось, что в отличие от животного мира фагоцитоз у растений встречается крайне редко.

Хемотропическая теория иммунитета была одной из первых теорий, предложенных для объяснения физиологического иммунитета. Согласно ей, иммунными являются такие растения, в которых отсутствуют вещества, необходимые для хемотропического привлечения гриба (Massee, 1905).

Кислотная теория Комеса. Согласно этой теории, основным фактором, определяющим иммунитет растений к заболеваниям, является количество органических кислот, дубильных веществ и антоциана в клеточном соке растений (Comes, 1916). Чем больше кислоты содержит сок растения, чем больше в нем танина, тем устойчивее данный сорт к заболеваниям и наоборот, чем больше сахаристых веществ в клетках растений и, соответственно, меньше кислот и дубильных веществ, тем выше восприимчивость растения к паразитам. В доказательство приводится тот факт, что у аборигенных растений наблюдается большее содержание органических кислот и танина, чем у культурных. Н.И.Вавилов экспериментальным путем пришел к выводу о том, что никакой определенной зависимости иммунитета от количества кислоты в тканях листьев не обнаружилось (1926).

Теория Маршала Уорда. Восприимчивость растений зависит от способности грибной протоплазмы преодолевать сопротивление клеток хозяина при помощи энзимов и токсинов и, обратно, устойчивость обуславливается способностью протоплазмы клеток хозяина образовывать антитела, разрушающие эти энзимы и токсины (Ward, 1905).

Молекулярно-генетическая теория иммунитета, предложенная Стаман и Вудбери (1968). Согласно этой теории, комплектарные гены патогена и хозяина в результате взаимодействия

формируют ферменты, составленные из полипептидных цепочек, происходящих от патогена и растения-хозяина. Таким образом возникают гибридные ферменты, в образовании которых принимают участие комплектарные гены растения-хозяина и паразита. При установлении взаимоотношений, в результате которых возникают гибридные ферменты, патоген поражает растение-хозяина. В случае несовместимой комбинации взаимодействие растения и паразита приводит к образованию неактивных ферментов, и растение в таком случае не поражается. Подтверждением этой гипотезы служат факты обнаружения общих антигенов у патогена и восприимчивого растения-хозяина.

Антигенная теория иммунитета согласуется с приведенной выше молекулярно-генетической гипотезой. Считается, что общность антигенов может способствовать совместимости патогена и хозяина, а именно наличие общих антигенов определяет способность паразита вызывать заражение растения. В настоящее время в отношении растений нет убедительных доказательств образования антигенов в ответ на поражение патогеном, подобно тому, как это наблюдается у человека и животных (Попкова, 1979).

Фенольная гипотеза иммунитета, предложенная Ньютоном и Андерсеном в 1929 г. (цит. по Биохимии иммунитета ' 1984), объясняет устойчивость растений к патогенам высокой скоростью образования фенольных соединений в зоне инфицирования. При оценке степени токсичности учитываются не столько фенольные соединения, сколько продукты их ферментативного окисления, токсичность которых может значительно превосходить исходные вещества. Примером этой гипотезы является окислительная полимеризация фенольных соединений с образованием лигнина, который откладывается в клеточных стенках растений, препятствует проникновению паразитов. При проникновении несовместимых паразитов на внутренней стороне клеточной стенки растения непосредственно под эпидермисом образуется пропитанное лигнином и кремнием утолщение — папилла, которое препятствует проникновению гифы (Aist, Israel, 1976).

К числу защитных механических барьеров относят также наличие кутина, покрывающего эпидермис и препятствующего проникновению ростовой трубки патогенов (Martin Batt. Burchill, 1957).

Теория сопряженной эволюции хозяина и паразита на их совместной родине предложена П.М. Жуковским (1972). Согласно этой теории, центры формирования вида растений одновременно являются и центрами формирования рас их паразитов. Самые устойчивые виды растений формируются в местах их естественного произрастания. Некоторые трудности в объяснении этой теории заключаются в том, что в природе довольно трудно провести четкую грань между паразитизмом и симбиозом. Многие исследователи не отрицают, что в процессе эволюции между паразитом и хозяином устанавливаются

взаимоотношения, определяющие возможность их совместного существования

Возникновение комплектарных генетических систем у растений и паразитов происходит в результате сопряженной эволюции растений-хозяев и их паразитов на совместной родине. Теория Флора "ген-на-ген" является генетическим выражением теории сопряженной эволюции хозяина и паразита. Естественный отбор благоприятствовал тем мутациям хозяина, которые защищали его от паразита, и тем мутациям паразита, которые преодолевали это свойство хозяина.

Вопросы иммунитета у растений прямо или косвенно затрагивают проблему паразитизма. Первую попытку дать определение паразитизма сделал Лейкарт в 1852 г., в дальнейшем таких попыток было множество (Астафьев, 1989, Беклемишев, 1970, Догель 1962, Скрыбин, 1923), однако все они страдали неполнотой или неточностями из-за того, что трудно провести грань между паразитизмом и формами симбиоза мутуализмом и комменсализмом. Большую ясность, на наш взгляд, вносит новая **эволюционно-генетическая теория паразитизма** (Астафьев, Петров, 1992). Согласно ей, паразит и хозяин составляют эволюционно сформировавшуюся единую систему, не только физиологическую, но и генетическую. Эта система находится в состоянии подвижного равновесия. Паразитные механизмы стимулируют совершенствование неспецифической защиты иммунной системы у своих хозяев и вместе с тем биохимических процессов и морфологических структур. Эволюционно паразит приспосабливается к организму хозяина, к типичному для него симбиоценозу и приспосабливает организм хозяина и другие элементы симбиоценоза для своих жизненных нужд. Предполагается, что в геноме хозяина закодирована защитная реакция на воздействие патогена. Переход к паразитическому образу жизни сопровождается повышением уровня молекулярной организации, приобретением паразитом новых ферментативных цепочек и, как следствие этого, ускорением темпов эволюции из-за приобщения паразита к уровню молекулярной организации хозяев.

14.3 Основные законы иммунитета

На основе анализа существующих теорий иммунитета Н. И. Вавилов сформулировал четыре основных его закона.

"Чем уже специализация паразита по родам и видам растений, тем больше шансов на нахождение иммунных форм в пределах отдельных видов".

Этот закон напрямую связан с признанием симбиотической природы грибов, существования экологических ниш у грибов на растениях. В данном случае каждый вид, род, семейство, порядок растений следует рассматривать как отдельную, самостоятельную экологическую нишу, которой присущ специфический набор

симбиотрофных грибов. Высокий уровень специализации грибов наблюдается у видов растений, которые и являются исходным материалом для поиска иммунных форм.

“Наиболее контрастные различия по иммунитету выявляют растения, цитогенетически резко дифференцированные на различные виды”.

По Н.И. Вавилову, “...чем глубже проходит генетическая и физиологическая дифференциация в пределах данного растения, тем резче оно разбито на виды, тем яснее вид или группа культурных видов дифференцированы географически, тем вероятнее нахождение иммунных форм. Обратное, отсутствие дифференциации растения и географическое единство вида обуславливает малую вероятность нахождения резких контрастов по реакции иммунитета”.

Со вторым законом иммунитета тесно переплетается третий, в основе обоих лежат явления одного порядка.

“Наиболее контрастные различия по иммунитету выявляются в наиболее контрастных условиях среды”.

В обоих случаях мы имеем дело с явлением географического викаризма, которое наблюдается у всех растений. В основе этого природного явления лежит принцип замещения в экологических нишах доминантных видов грибов викарными, которые в генетическом отношении являются близкородственными.

“Групповой или комплексный иммунитет является вполне реальным фактом, широко распространенным в природе, а следовательно, могущим быть использованным в практической селекции”.

Биологическое объяснение этого явления также относится к вопросу о географическом викаризме у грибов. Под групповым или комплексным иммунитетом, как правило, понимают отсутствие на растении одного, реже двух хозяйственно важных видов грибов, которые снижают его декоративность или продуктивность. Обычно это мучнисторосяные, ржавчинные грибы, некоторые виды, вызывающие пятнистости листьев, раковые и искровые заболевания. Такой вид иммунитета для многих растений явление довольно редкое, однако для отдельных видов, у которых имеется множество сортов или форм, вероятность нахождения комплексно-иммунных особей высокая. К таким растениям относятся, например, розы, которые насчитывают тысячи сортов, сотни из которых являются “устойчивыми” одновременно к мучнистой росе и ржавчине. Причем интенсивная селекция, радиомутагенез способствуют появлению таких сортов.

С биологической точки зрения селекционный процесс это искусственное закрепление мутантов с целью получения особей с хозяйственно важными признаками. Чем интенсивнее процесс селекции, тем дальше от естественного состояния находится сорт или форма. На одном виде растения можно наблюдать те же явления географического

викаризма, которые характерны для популяций или для интродуцентов. Это исчезновение специализированных видов грибов, расширение экологических ниш, увеличение числа широкоспециализированных грибов, смена в экологических нишах патогенных видов на сапротрофные, все эти явления мы и наблюдаем на примере с сортами роз. Как правило, сорта недолговечны, они требуют особого и постоянного ухода. Для таких растений инфекционный фон от мучнистой росы или ржавчины безреален, они не будут поражаться этими грибами. Чем интенсивнее будет проводиться селекция, тем больше будет "комплексно" иммунных видов, которые одновременно будут биологически нежизнеспособными. Таким образом, комплексный иммунитет, это чисто хозяйственная, субъективная оценка растения, которая не имеет ничего общего с биологической оценкой. Понятие "комплексный иммунитет" в природе не существует.

14.4 Основные ошибки при изучении иммунитета

Несмотря на то, что вопросы взаимоотношений грибов и растений в настоящее время изучены достаточно хорошо на физическом, химическом, гистологическом, эволюционном уровне, сформулированы основные законы иммунитета, причину заболеваний у растений до сих пор не удается объяснить. Игнорируя методологию наших предшественников в решении вопроса о природе иммунитета мы пришли к выводу, что главными причинами, препятствующими обобщению огромного фактического материала, были следующие.

1. Использование многими исследователями в качестве тест-объектов не специализированных грибов, а сапротрофов и почвенных грибов, биология которых имеет существенные отличия.

2. При изучении иммунитета не учитывалось физиологическое состояние как самого растения, так и его тканей, органов, на которых были выявлены грибы.

3. Не учитывался возраст растения и его органов, не отмечалась стадия их развития.

4. Не приводилась характеристика географического происхождения растения, и не сравнивался видовой состав грибов на родине растений и в районах культивирования.

5. Изучение природы иммунитета в силу практической целесообразности проводилось не на видах растений, а на их формах, сортах, вследствие чего исследователи имели дело в основном с расами патогенов.

6. Не делалось четких различий между узкоспециализированными и широкоспециализированными грибами и сапротрофами, поэтому причина часто принималась за следствие, и наоборот.

7. Длительное время отрицалась идея симбиогенеза грибов и растений. Тем не менее, поиск природы иммунитета шел именно в этом

направлении, и практическим признанием этой идеи являются теории сопряженной эволюции гриба и растения, иммуногенеза, эволюционно-генетическая. Естественно, что при таком подходе не разрабатывались и гипотезы о возможных формах существования грибов на растениях.

8. По случайно выбранным экземплярам как грибов, так и растений невозможно было установить общие закономерности развития этих организмов. Для этой цели необходимо было привлечь как можно больше объектов местной флоры и интродуцентов. Тогда можно было бы прямо или опосредованно контролировать полученные результаты и сравнивать их с данными, полученными при изучении аборигенных растений, рассматривая их как эталон. В природе все целесообразно, и каждая единица информации, касающаяся природы грибов и растений, их взаимоотношений, не является случайной, а выражает ту или иную сторону закономерного биологического процесса.

9. Для объяснения природы иммунитета необходимо также знание общих законов развития грибов, коэволюционно связанных с растениями. Эти законы до последнего времени не были сформулированы. На наш взгляд, это было основной причиной, которая не позволяла объяснить накопленный огромный материал, не объединив все факты одной идеей.

14.5 Мутагенез и устойчивость растений

В основе возникновения специфического иммунитета к болезням лежит гетерогенность популяции — отклонение у отдельных растений генотипических особенностей неспецифического антимикробного иммунитета от того типа, к преодолению которого был адаптирован патоген в процессе своего филогенеза (Вердеревский, 1968). Мутация, по мнению Ван дер Планка (1972), в комплементарных расах патогена может оказать такую же пользу, как стабилизирующий отбор.

Н.И. Вавилов писал: "Как правило, особенно в отношении видов, представленных большим разнообразием, внутри вида наблюдается целая гамма от практически полного иммунитета до сильной восприимчивости". Новые внутривидовые и даже видовые таксоны растений образуются путем гибридизации и мутаций. Под воздействием радиомутагенеза часто получают сорта сельскохозяйственных растений, иммунные к важнейшим патогенным организмам (Жуковский, 1973).

Генные мутации происходят у всех живых организмов. По мнению Ю.Я. Керкиса (1940), общей причиной всех мутаций являются нарушения гомеостаза. На уровне клеток любое отклонение условий от оптимума приводит к немедленному повышению уровня изменчивости (Вахтин, 1980). Установлено также, что гены вирулентности у грибов возникают путем мутаций. Частота спонтанных мутаций у грибов примерно такая же, как и у высших растений. У возбудителя корневых гнилей гриба *Helminthosporium sativum* она, например, варьирует от 1:2400 до 1:2000 (Понкова, 1979). Стабильность мутантов различная,

многие из них продолжают мутировать бесконечно, другие относительно постоянны.

История интродукции растений даст немало примеров спонтанного мутирования интродуцентов в новых условиях существования. Известно, что подавляющее большинство спонтанных мутаций являются вредными или нейтральными для организма, причем значительная доля их не проявляется фенотипически и составляет мобилизационный резерв изменчивости популяции (*Шмальгаузен 1968*).

В подтверждение того, что растения в новых условиях проявляют повышенную устойчивость к болезням, можно привести пример с кофе. Когда в 1860 г. ржавчина листьев, вызванная грибом *Hemileia vastatrix*, уничтожила многие плантации кофе в Старом Свете, Америка стала главным поставщиком его на мировом рынке. При этом, значительную долю знаменитых бразильских сортов составили генные мутации первоначально интродуцированных туда образцов (*Purseglove, 1965*).

Экспериментально доказано, что в иммунных семьях, выделенных при отборах в поколениях разных по устойчивости мутантов, наблюдается сочетание вертикальной и горизонтальной устойчивости (*Эгес, 1980, Суркова, Соколова, 1980*). К мутациям, без сомнения, можно отнести и случаи появления новых форм, сортов растений, которые обладают перечисленными выше признаками. По данным *В. С. Дунина, Ф. Е. Маленева (1969)*, черная пятнистость в условиях Краснодарского края отмечалась на сортах эфирномасличной розы и отсутствовала на культурных декоративных розах. В данном случае мутагенез сильнее выражен у декоративных роз.

Практически все вещества, с которыми сталкивается клетка в ходе своей жизнедеятельности или которые вырабатываются самими клетками, могут в тех или иных концентрациях или при определенных условиях индуцировать все типы мутаций — генные, хромосомные, геномные (*Вахтин, 1980*).

К сильным мутагенным веществам относятся пестициды. По данным *А. Н. Куринного и М. А. Палинскои (1974, цит. Дубинин, Пашин, 1978)* среди 126 достаточно распространенных пестицидов 58 (или 46 %) в той или иной мере обладают мутагенной активностью по отношению к растениям. Аналогичной активностью обладает свинец, окислы азота и углеводороды, содержащиеся в отработанных газах двигателей. Поэтому на загрязненных территориях отсутствуют специализированные грибы, и растения в связи с этим теряют свою биологическую устойчивость.

Источником мутагенных форм грибов является и естественное, постоянно изменяющееся состояние растения. Адаптация организма сводится к выживанию клеток, несущих определенную мутацию. В частности, старение организма представляет собой интенсивный мутагенный процесс (*Навашина, Герасимова 1935*). Согласно соматической мутационной теории, с возрастом в соматических клетках живых организмов увеличивается число генетических нарушений

(Керкис, Раджабли, 1966, Ильинских и др., 1986, Curtis, 1963). Следовательно, организм не может постоянно иметь один и тот же набор патогенных организмов, с возрастом изменяются не только количественные их показатели, но и качественные, касающиеся состава грибов и мутантных форм.

Многие исследователи устойчивость растений объясняют генетической несовместимостью патогена и хозяина. Любое растение восприимчиво к инокулюму, поступающему с больного растения того же сорта, если условия внешней среды допускают развитие болезни. Растение не может быть генетически устойчивым к патогену, способному поражать другие растения того же генотипа в тех же условиях. По теории Флора (Flor, 1953, 1954), для появления болезни нужно, чтобы гены патогена подавили гены хозяина. Из этого следует, что в пределах зоны, охваченной эпифитотией, должно быть не меньше двух генотипов хозяина, т.е. здесь должна существовать система "хозяин - хозяин - патоген". Сущность этой системы состоит в том, что патоген вынужден перемещаться с сорта, не имеющего гена устойчивости, на сорт, обладающим таким геном (Планк, 1972). Подтверждением этому могут быть данные подсчета числа хромосом у поражаемых и устойчивых видов или сортов одной популяции.

Так, например, устойчивым к фитофторозу является дикий вид картофеля *Solanum bulbocastanum*, имеющий $2n = 24$ хромосомы, в отличие от культурного картофеля *S. tuberosum*, имеющего $2n = 48$ хромосом (Вердеревский, 1968). Примером устойчивости мутантных особей древесных растений являются случаи нахождения клонов осины (*Populus tremula*), отличающихся слабой поражаемостью сердцевинной гнилью. Здесь лучшей оказалась тетраплоидная формы осины с хромосомной формулой $2n = 57$ (Озюлин, 1969).

Тапинамбур (*Helianthus tuberosus*), имеющий набор хромосом $2n = 102$, проявляет невосприимчивость почти ко всем возбудителям вредоносных заболеваний подсолнечника; *H. annuus*, $2n = 34$ к склеротинии, ржавчине, ложной мучнистой росе. Высокую устойчивость ко многим болезням имеет тетраплоидная пшеница *Triticum timopheevi* (Помазков, 1990). Иммунный к мильдью и филлоксеру американский вид *Vitis rotundifolia* имеет иной набор хромосом ($2n = 40$) в сравнении с европейским поражаемым видом ($2n = 38$).

Аналогичных примеров можно привести множество, и их количество будет увеличиваться по мере создания хромосомных карт для каждого растения. Но не только простым подсчетом хромосом ограничиваются исследования, идет интенсивный поиск тех хромосом, которые отвечают за иммунитет. Так, например, установлено, что ген *Sr 6*, определяющий устойчивость к фитофторозу, находится в XX хромосоме пшеницы (Peterson Campbell, 1953). Однако трудно точно установить ген, отвечающий за иммунитет, так как устойчивостью могут управлять несколько генов.

14.6 Природа иммунитета растений

Гистологические, цитологические, биохимические исследования гриба и хозяина показывают, что гриб с растением может находиться в симбиотических отношениях, и что эти отношения должны строиться на клеточном уровне. С эволюционной точки зрения симбиоз это результат длительной конкурентной борьбы двух организмов за выживание, пищу и территорию. Организмы, воспроизводящие себе подобных, обязательно должны размножаться со скоростью, превосходящий средний темп, необходимый для стабилизации численности популяции за короткий отрезок времени. Повышенная репродуктивная способность нужна, потому что в природе постоянно существует угроза смены климатических условий на неблагоприятные, истощения пищевых ресурсов, конкуренции со стороны других видов. Последнее приводит к образованию сложных симбиотических комплексов (Boyd, 1969). На межклеточном или организменном уровне это формирование гетерогенных популяций одного вида, в которых мутантные особи как раз и обеспечивают конкуренцию. На внутриклеточном уровне это комплексы автотрофных и гетеротрофных организмов, которые в природе не только стимулируют репродуктивные процессы, но и обеспечивают дальнейшую эволюцию видов.

В зависимости от физиологического состояния растения симбиотрофный гриб может быть зафиксирован в стадии микоплазмы, мицелия, плодовых тел. Так, по теории Эриксона (Erikson, 1904), "гриб находится в растении в состоянии микоплазмы, которая передается через семена". Исходя из этого, он объясняет природу появления на растениях грибов порядка *Lredinales* и *Perenosporales*. Что говорит в пользу этой теории? Во-первых, сходство структур клеток грибов и растений. У грибов, как и у растений, они представлены голуб протоплазмой, плазматеммой, цитоплазмой, ядрышками, вакуолями, рибосомами, эндоплазматическим ретикулоом, жировыми включениями, лизосомами, митохондриями. Клеточный сок грибов и растений одинаково содержит сахара, органические кислоты и их соли, белковые вещества. Сходство белковых соединений растений и грибов, объясняется тем, что они сформировались в результате коэволюции. Большинство микологов теория микоплазмы не принимается, хотя нет убедительных фактов, которые бы ее опровергали.

Именно симбиотические взаимоотношения гриба и растения на клеточном уровне способны защищать экологическую нишу от внешней инфекции. Это форма существования двух организмов, которые находятся в подвижном равновесном состоянии гомеостазе. Растение и гриб защищают свои органы одинаково активно, и растение не заинтересовано в гибели гриба, так же, как гриб в гибели растения.

Если на растение попадают споры грибов с другими структурами белков, клетка вырабатывает защитные вещества, которые не дают развиваться этим грибам. При попадании на растение спор грибов со

сходными белковыми структурами, что обычно наблюдается у восприимчивых видов, у них изменяется клеточный, а затем и организменный гомеостаз. Проросшие гифы гриба гаустории вырабатывают те же вещества, что и симбиотрофный гриб, в результате чего образуется избыток метаболитов гриба, которые и вызывают отмирание клетки. В процессе распада клетки гриб стремится сохранить себя как вид, и происходит его трансформация до состояния мицелия или образования плодовых тел, что мы обычно и наблюдаем.

Симбиотическая природа грибов подтверждается наблюдениями за процессом формирования плодовых тел. При несовпадении белковых структур растения и гриба, возникает реакция сверхчувствительности, внешним проявлением которой является образование некротической ткани в месте внедрения гриба. Причем, отмирание ткани происходит довольно быстро, в течение нескольких дней. Этого времени недостаточно для формирования органов спороношения высших биотрофных грибов. По нашим данным, для образования плодовых тел некротрофных грибов из рода *Diplodia* нужна сумма положительных температур не менее 1800°C, для других видов этот показатель еще выше. Это происходит за три-шесть месяцев, в зависимости от времени гибели побега. Каким-либо образом ускорить этот процесс невозможно. При внезапной гибели побегов в период активной вегетации развитие биотрофных грибов часто заканчивается на стадии формирования плодовых тел, споры не вызревают или наблюдается аномальное спороношение. То есть, создаются предпосылки для гибели гриба, что противоречило бы природной целесообразности. Эти наблюдения свидетельствуют в пользу симбиотической природы грибов.

Нахождение плодовых тел грибов на растениях мы объясняем следующими причинами.

Гриб появляется после того, как клетки или органы растения в результате старения отмирают и происходит распад составляющих их частей. Примерам естественного появления грибов можно отнести случаи нахождения у узкоспециализированных дереворазрушающих видов на старых деревьях. Именно узкоспециализированных, т.е. грибов, приуроченных к конкретному виду растения. Их не следует смешивать с широкоспециализированными, поливорными видами, круг питающих растений которых находится в пределах семейств или порядков.

В случае попадания спор гриба в свою экологическую нишу даже у физиологически здорового растения могут протекать те же процессы, которые мы наблюдаем, например, при старении или отмирании органа. Споры прорастают и гифы проникают в ткани растения-хозяина через устьица или путем прободения оболочки покровных тканей. В клетке образуются гаустории, и устанавливаются паразитические отношения между грибом и растением. Гриб при этом нарушает гомеостаз организменных структур в свою пользу, начинается распад клетки. Внешнее проявление этого распада мы и классифицируем как болезнь.

растения. При несовпадении генов гриба и растения в тканях хозяина образуется некротическая ткань, и гифы отмирают вместе с клеткой. Однако, даже при полной несовместимости хозяина и паразита гифы гриба все равно проникают в клетки и некоторое время продолжают развитие. При этом они выглядят водянистыми, гаустории не образуются и не ветвятся, клетки гриба сморщиваются и распадаются, густулы со спорами не развиваются, идет отмирание гиф от места их соприкосновения с клетками.

Появление грибов на растениях следует рассматривать как естественный процесс. Именно наличием грибов определяется степень адаптивности растения к тем или иным условиям местообитания. Чем выше степень адаптации растения, тем больше вероятность нахождения специализированных видов грибов. К специализированным мы относим грибы, которые формируются на органах растений в зоне оптимума естественного ареала. Наш вывод вполне согласуется с первым законом иммунитета. Отсутствие специализированных грибов указывает на низкую жизнеспособность растения в данных условиях. В зоне оптимума грибы встречаются только на единичных ослабленных экземплярах. Распространенность биотрофных грибов в естественной популяции как на отдельных органах растений, так и в ценозе мы определяем в 3-5 %. Это минимальное количество грибов, которые всегда присутствуют на растении.

Важным показателем при определении степени иммунности растения является нахождение гриба в стадии анаморфы или телеоморфы. Вегетативное размножение специализированных грибов характерно для растений, находящихся в зоне оптимума. Когда отсутствует реальная угроза для существования гриба, изменчивость его колеблется в незначительных пределах, так как отсутствуют факторы, стимулирующие процесс мутагенеза. Наоборот, на границах ареалов растений, так же, как и на границах существования разных форм жизни, интенсивно идет мутагенный процесс, и жизнь организма здесь может быть обеспечена только путем полового воспроизводства. Поэтому специализированный гриб в таких условиях чаще образует телеоморфу, иногда без конидиального спороношения.

От того, аборигенное это растение, интродуцент или селекционный гибрид, произрастает в естественном ценозе или в искусственном, зависит видовой состав грибов на растении. В различных зонах ареала растений довольно четко выделяются доминантные группы грибов. Для аборигенных растений это будут грибы порядка *Sphaeropsidales* и их телеоморфы, а также мучнисто-росяные, ржавчинные, многолетние трутовые грибы. Как правило, это узкоспециализированные виды, приуроченные к определенному виду растений. Такая картина наблюдается на нормально функционирующих растениях в зоне оптимума. Но из-за того, что популяция растения неоднородна, гетерогенна, растения бывают неодинаково адаптированы

к условиям среды, находясь на разных стадиях онтогенеза, видовой состав грибов всегда отличается большим разнообразием

На растениях, находящихся в зоне интродукции, отсутствуют узкоспециализированные виды грибов. Гораздо реже встречаются ржавчинные и мучнисто-росяные грибы

Доминантными видами грибов на побегях древесных растений в зоне дискомфорта обычно являются представители порядков Melanconiales, Moniliales. В основном, это широкоспециализированные биотрофные виды грибов или сапротрофы. Появление узкоспециализированных грибов на таких растениях практически исключается, хотя возможны в отдельные годы единичные находки их на наиболее адаптированных растениях. Экологические ниши грибов широкие, часто все растение представляет собой одну эконису. Подобный тип формирования микобиоты отмечается и уaborигенных растений, находящихся под влиянием сильного химического загрязнения.

Переход от одного уровня адаптации растения к другому четко фиксируется по такому показателю, как интенсивность развития грибов (рис. 14-1). На рисунке показаны последовательность и порядок формирования микобиоты на древесных растениях в различных зонах ареала. До тех пор, пока развитие гриба в экологической нише в любой из этих зон не достигнет 5 баллов, что наблюдается при перемещении растений в зону с более низким уровнем адаптации, доминантными будут грибы, специализированные к данной зоне. При достижении максимума развития грибов экологические ниши на растениях занимают другие группы грибов, которые в свою очередь определяют границы следующей зоны и т.д.

Анализ полученного материала говорит о том, что «устойчивые» к патогенным грибам растения являются либо мутантами, либо их физиологические функции изменились настолько, что данный вид гриба просто не может сформировать на них свои органы плодоношения. Последнее более характерно для интродуцированных растений. Мутантные особи часто обладают рядом полезных в практическом отношении признаков, к которым относятся и «устойчивость» к тем или иным заболеваниям. Однако устойчивость эта недолговечна, и со временем невосприимчивые виды сильно поражаются патогенами. Это касается как растений, отобранных на жестком инфекционном фоне, так и особей, полученных с помощью искусственного мутагенеза. С эволюционной точки зрения, растения с нарушенным генотипом, как правило, недолговечны, природа постоянно отсекает крайние формы жизни. Одной из причин исчезновения вида (формы, сорта) является отсутствие защиты органа (организма в целом) от внешних патогенов, что связано с потерей специализированных видов грибов.

Чем «иммуннее» будет вид, форма, сорт к грибам, которые встречаются на них в зоне естественного ареала, тем он будет менее жизнеспособным.

Интенсивность развития грибов, баллы



Рис. 14-1. Порядок формирования микобиоты на древесных растениях в различных зонах ареала: 1 - узкоспециализированные грибы в стадии анаморфы; 2 - узкоспециализированные грибы в стадии телеоморфы; 3 - широкоспециализированные виды грибов из порядков *Melanconiales* и *Sphaeropsidales*; 4 - сапротрофы порядка *Moniliales*

В связи с установлением этой закономерности считаем целесообразным ввести две оценки состояния растения.

Иммунитет — как хозяйственная оценка растения.

Жизнеспособность — как биологическая оценка его состояния.

Такое разделение необходимо, чтобы избежать недоразумений, связанных с субъективной оценкой растения и естественной целесообразностью, которая существует в природе.

15. Грибная азбука растений

15.1 Что такое "адаптационные ряды грибов"?

Грибы имеются на всех растениях, независимо от типа жизненной формы и происхождения последних. Ранее мы смогли убедиться в том, что в мире грибов не существует хаоса, а присутствует порядок, который является неизменным для всех растений. Состав грибов на растениях различных типов жизненных форм, в целом, сходен. Это сходство проявляется как по форме, так и по содержанию. По форме — это обязательное присутствие на растениях основных групп биотрофных грибов: специализированных первой группы, викарных видов, специализированных второй группы и факультативных сапротрофов. По содержанию — единство родов, семейств, порядков и классов грибов у всех растений. Географическое происхождение существенно влияет на богатство видового состава грибов у растений. В зоне естественного ареала видовой состав грибов самый богатый, здесь у более чем 50 % растений имеются высокоспециализированные грибы. В зоне интродукции эти различия у всех растений нивелируются. А в зоне дискомфорта они вообще стираются: видовой состав грибов здесь самый простой и единый для всех.

Основные группы древесных растений, с которыми постоянно приходится сталкиваться исследователю, это: а) аборигенные растения, б) региональные интродуценты, в) континентальные интродуценты, г) сорта. Каждая группа древесных растений имеет свою часть общих для всех растений грибов (рис. 15-1).

На аборигенных растениях зоны оптимума можно выявить до 16 групп биотрофных грибов, из которых 8 относятся к высокоспециализированным. В зоне адаптации естественного ареала большая вероятность обнаружить 12 групп грибов, 4 из которых высокоспециализированы. Это же относится частично и к зональным интродуцентам. У региональных интродуцентов можно выявить 10 групп грибов, из которых только 2 можно отнести к узкоспециализированным. Зато у континентальных интродуцентов вообще отсутствуют специализированные к видам растений грибы, здесь распространение получили 8 групп широкоспециализированных видов. Самое малое количество групп грибов (5-6) приурочено к сортам растений. Из них только две включают широкоспециализированные виды, остальные — это факультативные сапротрофы и паразиты.

Что из себя представляют эти основные группы грибов? Это те грибы, которые формируются на основных органах растений в различных зонах ареала. *Высокоспециализированные грибы первой группы в зоне оптимума, викарные виды в зоне адаптации, специализированные грибы второй группы в зоне интродукции, факультативные паразиты в зоне дискомфорта.*

ГРУППЫ ГРИБОВ

Специализированные 1 группы				Висарные				Специализированные 2 группы				Факультативные паразиты			
Вир	Вос	Сим	Пас	Вос	Вос	Сим	Пас	Вос	Вос	Сим	Пас	Фос	Фос	О.с.	О.л.
Аборигены зоны оптимума															
Аборигены зоны адаптации								Аборигены зоны адаптации							
Интродуценты региональные												Интродуценты коэволюционные			
Интродуценты коэволюционные														Сорта	

Рис. 15-1. Прогноз нахождения грибов на древесных растениях в зависимости от их происхождения

Последовательность расположения грибов (родов) представляет собой, по сути, систему уровней адаптации этого органа к внешним условиям. А грибы выступают индикаторами или показателями степени адаптации. Мы разработали такие адаптационные ряды по основным органам растений. Для этой цели были использованы как биотрофные грибы, так и ксилотрофы.

Создание адаптационных рядов грибов основано на реакции организма в зоне естественного и культурного ареалов на комплекс внешних факторов, выраженной через проявление симбиотрофных грибов. Факторы, которые влияют на процесс формирования микобиоты и ее состав, можно объединить в четыре основные группы: климатические, географические, биотические, антропогенные (рис. 15-2).

Принцип последовательного расположения грибов в адаптационных рядах имеет, как минимум, четыре уровня контроля в соответствии с группами факторов, воздействующих на растение.

Географический фактор

1. Формирование микобиоты в зоне оптимума ареала.
2. Формирование микобиоты в зоне адаптации ареала.
3. Формирование микобиоты в зоне интродукции ареала.
4. Формирование микобиоты в зоне дискомфорта ареала.

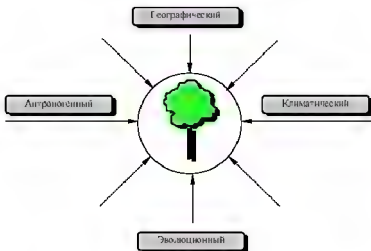


Рис. 15-2. Важнейшие факторы, определяющие структуру адаптационного ряда грибов по органам растений

Эволюционный фактор

- 1 Формирование микобиоты на хвойных растениях
- 2 Формирование микобиоты на вечнозеленых лиственных растениях.
- 3 Формирование микобиоты на листопадных лиственных растениях
- 4 Формирование микобиоты на кустарниках
- 5 Формирование микобиоты на лианах
- 6 Формирование микобиоты на полукустарниках

Климатический фактор

- 1 Формирование микобиоты под воздействием сезонных аномалий
- 2 Формирование микобиоты под воздействием годовых аномалий.
- 3 Формирование микобиоты под воздействием вековых аномалий.

Антропогенный фактор

- 1 Формирование микобиоты на видах растений
- 2 Формирование микобиоты на формах растений.
- 3 Формирование микобиоты на сортах растений.
- 4 Формирование микобиоты на клонках растений.

Различают два типа адаптационных рядов грибов на растениях, которые имеют очень четкие признаки.

Вертикальные адаптационные ряды — это ряды грибов по органам растений, определяющим пространственное положение

организма. Они представлены исключительно биотрофными видами (у микоризетов) или факультативными паразитами (у трутовиков)

Горизонтальные адаптационные ряды — грибы сукцессионных рядов, определяющие положение организма во времени. Представлены исключительно ксилотрофными видами.

Сочетание вертикальных и горизонтальных адаптационных рядов грибов по органам растений, представляют собой **Периодическую систему грибов растений**.

Создание такой системы грибов древесного растения — дело чрезвычайно трудное. Оно заключается в последовательной разбивке сначала вертикальных, а затем и горизонтальных рядов грибов. В этой книге будут изложены только элементы системы грибов в виде вертикальных рядов, которые были составлены на основе анализа микобиоты более чем 700 видов древесных растений.

Предварительный анализ микобиоты сукцессионных рядов показывает, что существует сопряженная зависимость расположения грибов в вертикальных и горизонтальных рядах. Чем точнее будут составлены адаптационные вертикальные ряды грибов, тем легче будет прогнозировать нахождение ксилотрофных видов и строить горизонтальные ряды.

15.2 Выделение подуровней в адаптационных рядах

В пределах каждого вида биотрофного гриба, определяющего уровень адаптации растения, можно выделить от 10 до 16 подуровней. Они устанавливаются по стадиям этапам развития специализированных грибов первой и второй группы. Порядок и последовательность прохождения этих этапов является общим для целых групп биотрофных грибов. Нами составлены такие развернутые схемы развития некротрофных грибов на побегах, листьях и цветках (**табл. 15-1**).

Гриб может прекратить свое развитие на любом из перечисленных этапов. Это зависит от жизнеспособности самого вида растения и влияния на него факторов внешней среды. Реакция растения выражается в доминировании той или иной стадии, этапа развития гриба.

Этой таблицей рекомендуется пользоваться в том случае, если на растениях определенного рода будет доминировать один вид биотрофного гриба. Такая картина может наблюдаться на растениях, интродуцированных из одной ботанико-географической зоны, а также на видах, имеющих много сортов. В частности, это касается плодовых растений, а также роз. Здесь различия между сортами в пределах одного вида растения зачастую можно установить только по стадиям этапам развития одного вида биотрофного гриба.

Таблица 15-1. Стадии развития как подуровни в адаптационных рядах биотрофных грибов

Номер подуровня	Микологические признаки
На побегах, листьях	
1	Начало формирования плодового тела пикнидиального гриба
2	Сформировавшиеся плодовые тела без зрелых конидий
3	Сформировавшиеся плодовые тела со зрелыми конидиями
4	Начало выхода конидий из пикнид
5	Массовый выход конидий из пикнид
6	Выход конидий из пикнид не происходит
7	Разрушение плодового тела пикнидиального гриба
8	Закладка в строме пикнидиального гриба сумчатой стадии
9	Закладка сумчатой стадии как самостоятельного и единственного органа спороношения
10	Сумчатая стадия гриба без образования сумок
11	Сумчатая стадия гриба с сумками без спор
12	Сумчатая стадия гриба с сумками и молодыми спорами
13	Сумчатая стадия гриба с сумками и зрелыми спорами
14	Выход спор из сумок
15	Разрушение плодовых тел сумчатых грибов
16	Стерильная форма биотрофного гриба
На цветках	
1	Начало формирования плодовых тел грибов
2	Сформированные плодовые тела без органов спороношения
3	Формирование органов спороношения в плодовых телах
4	Биотрофный гриб с молодыми конидиями
5	Биотрофный гриб со зрелыми конидиями
6	Начало выхода спор-конидий
7	Массовый выход спор-конидий
8	Начало разрушения плодовых тел гриба
9	Массовое разрушение плодовых тел гриба
10	Появление сапротрофов в эконисе биотрофного гриба

Дробление адаптационного ряда на подуровни проведено условно, так как и сами подуровни можно рассматривать в качестве самостоятельных уровней адаптации растения. Если это так, тогда вместо 40-50 уровней, которые сейчас четко фиксируются по видам биотрофных грибов, мы будем иметь 400-500 уровней, которые будут устанавливаться субъективно в зависимости от квалификации миколога. В некоторых случаях дробление адаптационного ряда и вовсе нецелесообразно.

Таким образом, мы имеем три варианта составления адаптационных рядов: по группам грибов, по видам, по стадиям/этапам их развития. Эти варианты имеют строгую соподчиненность, так как по

ним оценивают жизнеспособность растений. Поэтому следует различать и три ранга адаптационных рядов грибов на древесных растениях.

Генеральный. Высокий ранг. Определяет жизнеспособность растения как биологического вида. Он устанавливается по группам специализированных видов грибов, которые приурочены к зонам ареала. Таких уровней четыре: первый в зоне оптимума, второй в зоне адаптации, третий в зоне интродукции, четвертый в зоне дискомфорта.

Географический. Средний ранг. Определяет степень адаптации каждого вида растения в конкретной ботанико-географической зоне или экотопе, и устанавливается по видам симбиотрофно связанных с растениями грибов. Каждый вид гриба определяет один уровень. Всего на древесных растениях выделяется от 42 до 50 уровней адаптации.

Таксономический. Низкий ранг. Определяет адаптивность особей растений внутри одного таксона. Устанавливается по стадиям/этапам развития грибов, соответствующим уровню адаптации. Максимальное количество стадий развития грибов составляет 16

При осуществлении оценки адаптивности растений необходимо указывать, по какому рангу она проводится. Для декоративных видов растений рекомендуется применять географический ранг. Если это плодородное растение, основной уровень адаптации устанавливают по географическому рангу, дополнительный - по таксономическому рангу

15.3 Адаптационный ряд биотрофных грибов на побегах

В структуре древесного растения доля побегов составляет от 50% до 80%. Это самое крупное убежище для грибов из всех органов. На побегах можно выявить до 70 % всех видов грибов, приуроченных к растению. В абсолютных цифрах это сотни видов. Крона, несмотря на сложную структуру, довольно четко дифференцирована на типы ветвления со своими индивидуальными "наборами" грибов. Морфологическая конституция растений оказалась общей для всех типов жизненных форм. Общими оказались и принципы распределения грибов на древесных растениях. Огромное количество видов грибов в кроне древесных растений удалось упорядочить, а по основным экологическим нишам типам ветвления установить индикаторные роды (группы) грибов.

Микобиота растений зоны естественного ареала формируется, в основном, из специализированных грибов первой группы и викарных видов. Этот принцип является неизменным для всех видов растений, независимо от их жизненной формы. Виды грибов здесь могут быть представлены как анаморфой, так и телеоморфой. Причем, стадия развития гриба анаморфа будет предшествовать телеоморфе, и в адаптационном ряду она занимает первое место. Это относится не только к специализированным грибам первой группы, но и к видам второй группы.

Адаптационный ряд биотрофных грибов на побегах древесных растений.

Ряд биотрофных грибов	Уровень адаптации
Зона оптимума	
Специализированный гриб к виду растения анаморфа	50
телеоморфа	49
Зона адаптации	
Специализированный выкарный вид анаморфа	48
Зона интродукции	
Специализированный выкарный вид телеоморфа	47
Специализированные грибы порядка <i>Melanconiales</i>	
анаморфа (1) к роду растения	46
телеоморфа (1), к роду растения	45
анаморфа (2), к семейству растений	44
телеоморфа (2), к семейству растений	43
анаморфа (3), полифаг	42
телеоморфа (3), полифаг	41
Специализированные грибы порядка <i>Sphaeropsidales</i>	
<i>Cytospora</i> (1)	40
типа <i>Valsa</i> (1)	39
<i>Cytospora</i> (2)	38
типа <i>Valsa</i> (2)	37
<i>Cytospora</i> (3)	36
типа <i>Valsa</i> (3)	35
<i>Sphaeropsis</i> (1)	34
типа <i>Botryosphaeria</i> (1)	33
<i>Sphaeropsis</i> (2)	32
типа <i>Botryosphaeria</i> (2)	31
<i>Sphaeropsis</i> (3)	30
типа <i>Botryosphaeria</i> (3)	29
Зона дискомфорта	

Ряд биотрофных грибов	Уровни адаптации
Diplodia (1)	28
типа Otthia (1)	27
Diplodia (2)	26
типа Otthia (2)	25
Diplodia (3)	24
типа Otthia (3)	23
Camarosporium (1)	22
типа Cucurbitaria (1)	21
Camarosporium (2)	20
типа Cucurbitaria (2)	19
Camarosporium (3)	18
типа Cucurbitaria (3)	17
Hendersonia (1)	16
типа Ascospora (1)	15
Hendersonia (2)	14
типа Ascospora (2)	13
Hendersonia (3)	12
типа Ascospora (3)	11
Phomopsis (1)	10
типа Diaporthe (1)	9
Phomopsis (2)	8
типа Diaporthe (2)	7
Phomopsis (3)	6
типа Diaporthe (3)	5
Phoma	4
типа Litospora	3
Специализированные грибы порядка Moniliales	
биотрофы, типа Fusicladium	2
сапротрофы, типа Tubercularia	1

Как правило, в зоне естественного ареала биотрофные грибы представлены единственным видом. Нам не удалось выявить в этой группе разные виды грибов одного рода, хотя мы не исключаем такой возможности. При снижении устойчивости растения экологическую нишу занимает или его телеоморфа, или викарный вид, который также является единственным на растении.

В зоне интродукции звено вертикального адаптационного ряда можно составить уже довольно точно, до рода гриба. В кроне 70% древесных интродуцентов, произрастающих в Крыму, наибольшее распространение получили грибы 5-6 родов: *Cytospora*, *Phomopsis*, *Sphaeropsis*, *Diplodia*, *Camarosporium*, *Hendersonia*. Они являются индикаторными видами на побегах I-IV порядков. Порядок расположения грибов в адаптационном ряду любого растения никогда не нарушается. Так, грибы рода *Diplodia* никогда не будут занимать побеги I порядка, чтобы в это время виды *Cytospora* были обнаружены на побегах IV порядка. Изменения в ряду могут происходить путем полной замены доминантного или индикаторного рода гриба близким в систематическом отношении грибом. Например, вместо грибов рода *Diplodia* индикаторными могут стать рода *Microdiplodia* или *Diplodina*, вместо рода *Sphaeropsis* — *Comothyrium*, *Haplosporella* и т. д. На отдельных видах растений из адаптационного ряда могут выпадать некоторые роды грибов. Тогда этот ряд будет состоять не из 5-6 доминантных родов грибов, а из 2-3, причем основной порядок их расположения в рядах остается неизменным.

На одном и том же растении в зоне интродукции очень часто встречается несколько видов грибов одного рода, чаще до 3-4 видов. Эта закономерность характерна для всех доминантных родов грибов, приуроченных к кроне растения. Что это за виды грибов и какие экологические ниши они занимают? На примере грибов рода *Cytospora*, приуроченных к *Malus sylvestris*, продемонстрируем это явление. В Крыму на этом растении выявлено три вида грибов рода *Cytospora*: *C. schulzeri*, *C. leucostoma*, *C. leucosperma*. Каждый из этих видов в природе занимает свою экологическую нишу: *C. schulzeri* приурочен преимущественно к растениям рода *Malus*, *C. leucostoma* — к группе растений семейства *Rosaceae*, *C. leucosperma* — полифаг, который выявлен нами на более чем 100 видах древесных растений. Перечисленные виды грибов на отдельных особях *Malus sylvestris* встречались или отдельно по одному доминантному виду, или сразу по три вида на одном растении. В случае, когда три вида встречались одновременно, каждый из грибов всегда занимает свою экологическую нишу: *C. schulzeri* — побеги I порядка, *C. leucostoma* — II-III порядка, *C. leucosperma* — IV порядка, причем этот порядок никогда не нарушается. Если посмотреть на расположение грибов в кроне растения с точки зрения адаптации органов, мы увидим, что первый гриб специализирован к наиболее адаптивным органам, последний — к самым уязвимым, а *C.*

leucostoma занимает промежуточное положение. Таким образом, мы наблюдаем в пределах одного рода гриба, определяющего уровень адаптации растения, три аналогичных микроуровня, обозначаемых видами этого рода. Картина, аналогичная той, которая приведена для рода *Sclerotinia*, характерна для всех доминантных родов адаптационного ряда зоны интродукции растения. Три вида грибов одного рода на одном растении — это обязательный минимум защиты органов растения, который существует в природе. Мы не исключаем, что на растении может быть и больше видов грибов одного рода.

Адаптационный ряд грибов зоны дискомфорта состоит из видов, которые встречаются на побегах с низкой адаптацией: однолетних, порослевых, силеппических. Это грибы из родов *Diplodia*, *Phoma*, *Sclerotinia*, их телеоморфы, а также представители семейства *Moniliaceae*. Завершает адаптационный ряд грибов на побегах группа факультативных паразитов, к которым мы относим грибы из родов *Fusarium*, *Tubercularia*. После них возможно развитие только облигатных сапротрофов.

Если присвоить каждому роду, виду гриба в адаптационном ряду порядковый номер, то увидим, что у древесного растения в естественной среде обитания существует 50 уровней адаптации к внешней среде.

15.4 Адаптационные ряды биотрофных грибов на плодах и цветках

Плоды Адаптационный ряд грибов, специализированных к плодам древесных растений, построить в настоящее время довольно сложно. Основная проблема заключается в том, что плоды древесных растений не имеют единой морфологической конституции. Группа растений, объединяющихся по семействам или порядкам, как правило, имеет и свой тип плода. По консистенции плоды также различаются от нежных, мягких, мясистых до твердых, деревянистых. Существует и много других различий. Микобиота таких плодов сильно различается в пределах порядков и даже классов грибов. Поэтому, при составлении адаптационного ряда вообще на плодах как экзотического растения мы можем говорить только об общих тенденциях его формирования. К ним, в первую очередь, относится нахождение специализированных видов биотрофных грибов по видам или родам растений. Разделить биотрофные и сапротрофные виды грибов на плодах крайне трудно. Поэтому на начальном этапе мы вынуждены ограничиться известными биотрофными видами независимо от типа плодов. Так на плодах типа "яб-юко" растений семейства *Rosaceae* в зоне интродукции встречаются грибы родов *Monilia*, *Taphrina*. В зоне дискомфорта плоды поражаются грибами из родов *Botrytis*, *Fusicladium*, *Alternaria*. Специализированные грибы в зоне дискомфорта могут существовать только в расширенных нишах. Нахождение мучнисто-росяных или ржавчинных грибов на плодах является признаком очень низкой адаптации растения. Такие

случаи наблюдаются у селекционных гибридов, сортов, клонов, то есть у растений с самой низкой адаптацией к внешней среде. Перечисленные роды и группы грибов можно считать структурными элементами адаптационного ряда. А вообще, надежный адаптационный ряд можно составить лишь для конкретного типа плода. Вероятно, в этом направлении и следует работать исследователям. Главной особенностью адаптационного ряда грибов на плодах древесных растений является последовательный переход от низших узкоспециализированных видов с узкими эконизмами в зоне адаптации до высших широкоспециализированных и находящихся в широких эконизмах грибов в зоне дискомфорта.

Цветки. Видовой состав грибов на цветках древесных растений очень бедный. Из числа биотрофных специализированных видов только об одном можно говорить с уверенностью как о надежном — о *Monilia cinerea*. Этот вид встречается как на аборигенных, так и на интродуцированных растениях. Определить, к какой конкретно зоне естественного ареала он приурочен, практически невозможно. В то же время, слабо выраженная специализация этого гриба дает нам возможность разместить его в зоне интродукции. Здесь на цветках некоторых растений можно выявить неспециализированные к этой экологической нише грибы, но они специализированы к виду растения. Например, мучнисто-росяные грибы, которые часто встречаются на цветках интродуцентов.

Адаптационный ряд биотрофных грибов на плодах древесных растений

Ряд биотрофных грибов	Уровни адаптации
Зона оптимума	
Специализированный микромикст к виду растения	22
Зона адаптации	
Специализированный викарный микромикст	21
Зона интродукции	
Специализированные грибы подотделов	
Ascomycotina, митоспоровые грибы	
к роду (типа <i>Gardinia</i> , <i>Marcosonia</i> , <i>Gloeosporium</i>)	
гриб с созревшими спорами	20
гриб на стадии формирования плодовых тел	19
стерильная форма	18
к семейству (типа <i>Monilia</i>)	
гриб с созревшими спорами	17
гриб на стадии формирования плодовых тел	16
стерильная форма	15

Ряд биотрофных грибов		Уровень адаптации
Неспециализированные микромицеты в расширенной нише	полифаг	
	гриб с созревшими спорами	14
	гриб на стадии формирования плодовых тел	13
	стерильная форма	12
типа парши (<i>Fusicladium</i>)		
	гриб с созревшими спорами	11
	гриб на стадии формирования плодовых тел	10
	стерильная форма	9
типа ржавчины (<i>Uredinales</i>)		
	гриб с созревшими спорами	8
	гриб на стадии формирования плодовых тел	7
	стерильная форма	6
типа мучнистой росы (<i>Erysiphales</i>)		
	телеоморфа	5
	анаморфа	4
	стерильная форма	3
Зона дискомфорта		
Сапротрофы из группы микоспорных грибов		
	типа <i>Botrytis</i>	2
	типа <i>Alternaria</i>	1

В критической зоне интродукции, и особенно в зоне дискомфорта, цветки древесных растений поражаются сапротрофными грибами. Наиболее известны виды из родов *Botrytis*, *Alternaria*, *Penicillium*. Перечисленные группы грибов, доминирующие на цветках по зонам арсала древесного растения, являются структурными, и по ним мы строим адаптационный ряд грибов.

Адаптационный ряд биотрофных грибов на цветках древесных растений.

Ряд биотрофных грибов	Уровень адаптации
Зона оптимума	
Специализированные грибы из группы митоспоровых	
к виду растения	12
Зона адаптации	
Специализированный викарный микромикст	11
Зона интродукции	
Специализированные грибы из группы митоспоровых	
к роду растения	
споронхождение есть	10
споронхождения нет	9
к семейству растений (типа Monilia)	
споронхождение есть	8
споронхождения нет	7
полифаг	
споронхождение есть	6
споронхождения нет	5
Неспециализированные грибы в расширенной эко niche	
типа <i>Ondium</i> , <i>Pseudondium</i>	
конидии есть	4
конидий нет	3

Ряд биотрофных грибов	Уровень адаптации
Зона дискомфорта	
Сапротрофы из группы митоспоровых грибов	
типа <i>Botrytis</i>	2
типа <i>Alternaria</i>	1

15.5 Адаптационный ряд биотрофных грибов на листьях

Принцип составления адаптационных рядов грибов на листьях древесных растений тот же, что и по отношению к побегам. Это доминирование высокоспециализированных видов или групп грибов в естественном ареале и постепенная их смена на широкоспециализированные и факультативные сапротрофы в культигенном. Составление адаптационного ряда предусматривает определение доминантных грибов по зонам ареала растений. Степень изученности микобиоты листьев позволяет нам использовать в качестве структурных элементов ряда группы биотрофных грибов в зоне естественного ареала и отдельные роды грибов на листьях хорошо изученных растений в культигенном. Составление адаптационного ряда грибов на листьях и выделение доминантных грибов по зонам ареала контролируется с помощью адаптационного ряда грибов на побегах

Адаптационный ряд биотрофных грибов на листьях древесных растений

Ряд биотрофных грибов	Уровень адаптации
Зона оптимума	
Специализированные к виду растения грибы	
типа <i>Erysiphales</i>	анаморфа 44
	телеоморфа 43
	стерильная форма 42
Зона адаптации	
Специализированные инкартные виды	
типа <i>Uredinales</i>	анаморфа* 41
	телеоморфа 40

Зона интродукции

Специализированные грибы порядков Erysiphales, Uredinales

к роду растения

анаморфа

38

тел. коморфа

37

стерильная форма

36

типа Erysiphales, к семейству

анаморфа

35

тел. коморфа

34

стерильная форма

33

полифаги

анаморфа

32

типа *Taphrina*

тел. коморфа

31

стерильная форма

30

Специализированные грибы порядка Sphaeropsidales

к роду типа *Septaria*, *Phyllosticta*

анаморфа

29

тел. коморфа

28

стерильная форма

27

к семейству типа *Enfaticosporium*

анаморфа

26

тел. коморфа

25

стерильная форма

24

полифаги типа *Coniothyrium*

анаморфа

23

тел. коморфа

22

стерильная форма

21

Специализированные грибы порядка Melanconiales

к роду типа *Margospora*

анаморфа

20

тел. коморфа

19

стерильная форма

18

к семейству типа *Setridium*

анаморфа

17

тел. коморфа

16

стерильная форма

15

полифаги типа *Gloeosporium*

анаморфа

14

тел. коморфа

13

стерильная форма

12

Зона дискомфорта

Специализированные грибы порядка Moniliales

к роду типа *Fusicladium*

анаморфа

11

тел. коморфа

10

типа *Ectostroma*

стерильная форма

9

к семейству типа *Clasterosporium*

анаморфа

8

тел. коморфа

7

стерильная форма

6

полифаги типа *Cercospora*

анаморфа

5

тел. коморфа

4

стерильная форма

3

Факультативные сапротрофы с темноокрашенными спорами

типа *Alternaria*, *Tricragma*

анаморфа

2

со светлоокрашенными спорами

1

Показателем высокой адаптации растения является нахождение на листьях мучнисто-росяных и ржавчинных грибов в оптимальных экологических нишах. Оптимальной эконишей для грибов в данном случае являются порослевые побеги растения. Распространенность

грибов на растениях не должна превышать 2-3 %. Гриб может быть в стадии анаморфы и телеоморфы.

На одном и том же растении в зоне естественного арсала могут встречаться разные виды мучнисто-росяных и ржавчинных грибов, относящихся к одному роду. Могут быть и находки грибов разных родов этих групп. Как явление мы это фиксируем и подтверждаем, что популяция растений состоит из особей с разной степенью адаптации. Однако, указать, в какой последовательности происходит смена родов грибов, например, мучнисто-росяных, пока не представляется возможным. Для построения адаптационного ряда на данном этапе мы ограничились двумя группами высокоспециализированных грибов из порядков *Erysiphales* и *Uredinales*, расположив их в зонах оптимума и адаптации. Специализация этих грибов в пределах родов и семейств растений будет определять зону интродукции.

Следующей доминантной группой грибов на листьях древесных растений в зоне интродукции являются пикнидиальные грибы. Так в Крыму наибольшее распространение получили грибы из родов *Phyllosticta*, *Septoria*, *Comostyrium* и другие. По мере снижения общей адаптивности растения конидиальные грибы постепенно замещаются представителями семейства *Melanconiaceae*. У каждого вида, рода растения могут быть свои доминантные грибы. Они и являются структурными элементами адаптационного ряда в зоне интродукции.

Микобиота листьев в зоне дискомфорта включает три группы грибов. Первая состоит из представителей семейства *Moniliaceae*, развитие грибов протекает нормально. Для Крыма это будут грибы из родов *Cercospora*, *Fusicladium*, *Clasterosporium*. Вторая группа грибов состоит также из представителей этого семейства, у которых цикл развития нарушен. Наличие гриба определяется по симптомам вызываемой болезни. Например, вид *Ectostroma liriodendri* на *Liriodendron tulipifera*. Третью группу грибов составляют сапрофитные виды из родов *Alternaria*, *Fumago*, *Cladosporium* и другие. Именно в такой последовательности эти три группы грибов составляют звено адаптационного ряда в зоне дискомфорта.

15.6 Адаптационный ряд ксилотрофных грибов на побегах

Не только биотрофные грибы, но и ксилотрофы имеют высокую степень специализации к своим растениям-хозяевам. Это относится не только к микромицетам, но и к высшим базидиальным дереворазрушающим грибам. Главными экологическими нишами этих грибов являются побеги, стволы и корни. Каждая из этих ниш имеет свой, строго специфический состав грибов, который является также общим для разных типов жизненных форм растений.

На побегах древесных растений довольно четко выделяется пять групп дереворазрушающих грибов. Основную группу в зоне естественного арсала и частично в культивленном составляют грибы

семейств Stereaceae и Telephoraceae (рис. 15-3). Сюда входят также такие главные роды, как *Stereum*, *Pentophora*, *Vuilleminia*. Особенностью этих родов является то, что они имеют специализированные виды грибов. Известна специализация этих родов грибов по родам и семействам растений. На видах растений они также должны быть. Поэтому адаптационный ряд ксилотрофных грибов на побегах в зоне естественного ареала состоит из двух групп грибов, многолетних и однолетних, приуроченных к видам растений.

Адаптационный ряд ксилотрофных грибов на побегах древесных растений

Ряд ксилотрофных грибов		Уровень адаптации
Зона оптимума		
Специализированные ксилотрофы подотдела Basidiomycotina к виду растения	многолетние	42
	однолетние	41
Зона адаптации		
Специализированные викарные виды подотдела Basidiomycotina	многолетние	40
	однолетние	39
Зона интродукции		
Специализированные ксилотрофы из рода		
<i>Pheillius</i>	к роду	38
	к семейству	37
	полифак	36
<i>Coriolus</i>	к роду	35
	семейству	34
	полифак	33
<i>Stereum</i>	к роду	32
	семейству	31
	полифак	30
<i>Pentophora</i>	к роду	29
	семейству	28
	полифак	27
<i>Odontia</i>	к роду	26
	семейству	25
	полифак	24
<i>Vuilleminia</i>	к роду	23
	семейству	22

Ряд ксилотрофных грибов			Уровень адаптации
	<i>Corticium</i>	полифак	21
		к роду	20
		семейству	19
		полифак	18
Специализированные одноклеточные ксилотрофы			
	<i>Schizophyllum</i>		17
		<i>Crepidotus</i>	16
		<i>Exidia</i>	15
Зона дискомфорта			
Специализированные микромицеты подотдела Ascomycotina			
	<i>Xylariales</i>		14
	<i>Helotiales</i>	много	13
		мало	12
	<i>Hysteriales</i>	много	11
		мало	10
	<i>Hypocreales</i>	много	9
		мало	8
	<i>Sphaeriales</i>	много	7
		мало	6
	<i>Pseudosphaeriales</i>	много	5
		мало	4
Специализированные микромицеты из группы митоспоровых грибов			
	<i>Melanconiales</i>	много	3
		мало	2
	<i>Moniliales</i>		1



Рис. 15-3. Ксилотрофный гриб *Irpex lacteus* является типичным индикаторным видом на отмерших побегах *Cerasus vulgaris*

Звено адаптационного ряда зоны интродукции состоит из четырех семейств: *Hymenochaetaceae*, *Stereaceae*, *Hydnaceae*, *Corticaceae*. Структурными или доминантными здесь являются полифаги специализированных родов грибов и виды, близкие в систематическом отношении *Peniophora cinerea*, *Vuillemonia comedens*, *Stereum hirsutum*, *Lopharia spadicea* и др. (рис. 15-4). Они и занимают верхнюю часть адаптационного ряда в этой зоне. Нижнюю часть этого звена определяют грибы семейства *Corticaceae*. Доминантными родами здесь можно считать грибы типа *Byssomerulius*, который встречается на многих интродуцированных растениях. Промежуточное положение занимают грибы семейства *Hydnaceae*. Род *Odontia* является здесь наиболее распространенным.

В зоне дискомфорта на побегах древесных растений доминируют три группы грибов. Это специализированные однолетние ксилотрофы подотдела *Basidiomycotina* с главным родом *Schizophyllum* (рис. 15-5). Это также специализированные микромитеты из группы митоспоровых грибов и подотдела *Ascomycotina*. Все вместе они составляют около 20 уровней адаптации в этой зоне.

Перечисленные роды и виды ксилотрофных базидиальных грибов являются первичными, а не сукцессионными.

15.7 Адаптационный ряд ксилотрофных грибов на стволах

Адаптационный ряд ксилотрофных грибов на стволах древесных растений состоит, как минимум, из 10 групп трутовых грибов. Доминантными в зоне оптимума ареала являются специализированные по видам растений многолетние и однолетние трутовые грибы. В основном, это представители родов *Phellinus*, *Pyrofomes*, *Antrodia* (рис. 15-6).

Для Крыма, например, это будут виды *Phellinus tremula*, *Ph. rimosus*, *Pyrofomes demodofii*, *Antrodia juniperina* и другие. Однолетние трутовые грибы в этой зоне встречаются гораздо реже. Это могут быть виды из родов *Inonotus*, *Piptoporus* и другие. Многолетние и однолетние высокоспециализированные трутовики составляют основу адаптационного ряда в зоне оптимума.

Многолетние и однолетние трутовые грибы, специализированные по видам растений, являются индикаторами зоны адаптации растений. В основном, это викарные виды из тех же родов *Phellinus*, *Inonotus*, например *Phellinus pini*, *Ph. robustus*, *Inonotus dryadeus*. Таким образом, обязательным условием для включения в адаптационный ряд трутовых грибов в зоне адаптации, является их специализация по видам своих растений.

Многолетние трутовые грибы, специализированные по родам, семействам растений и грибы полифаги, являются первыми структурными элементами адаптационного ряда зоны интродукции. Они



Рис. 154. Экологической нишей специализированного гриба *P. taxicola* в зоне оптимума естественного ареала *Pinus pallasiana* являются скелетные ветки и побеги I порядка ветвления

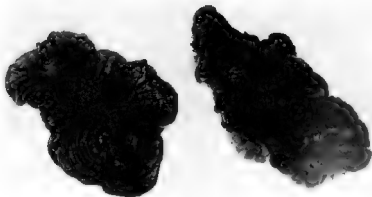


Рис. 15-5. Ксилотрофные грибы рода *Exidia* на побегах древесных растений определяют 28 уровень адаптации

располагаются в ряду сразу за грибами юны адаптации. В основном, это виды из родов *Phellinus*, *Fomes*, *Ganoderma* и другие (рис. 15-7, рис. 15-8). Эта группа грибов вызывает центральную стволовую гниль у древесных растений. За многолетними трутовыми грибами в ряду располагаются однолетние, которые также вызывают центральную гниль (рис. 15-9). Мы считаем логичным такой порядок расположения грибов в ряду.

Адаптационный ряд ксилотрофных грибов на стволах древесных растений.

Ряд ксилотрофных грибов		Уровень адаптации
Зона оптимума		
Специализированные к виду растения грибы подотдела <i>Basidiomycotina</i> типа <i>Рик-тия</i> , <i>Рувалитис</i> , <i>Антродия</i>	трутовики многолетние	42
типа <i>Иномитис</i> , <i>Гирфортия</i>	трутовики однолетние	41
Зона адаптации		
Специализированные викарные виды подотдела <i>Basidiomycotina</i> типа <i>Phellinus</i>	трутовики многолетние	40
типа <i>Иномитис</i>	трутовики однолетние	39
Зона интродукции		
Специализированные ксилотрофы подотдела <i>Basidiomycotina</i> многолетние		
к роду растения типа <i>Phellinus</i>	крупные плодовые тела, редко	38
	крупные плодовые тела, часто	37
<i>Лен-дия</i> , <i>Антродия</i>	мелкие плодовые тела, редко	36

Ряд ксилотрофных грибов			Уровень адаптации
<i>Uromyces</i>			35
к семейству растений типа			
<i>Ischnoderma, Daedaleopsis</i>	крупные плодовые тела, редко		34
<i>Fomes</i>	крупные плодовые тела, часто		33
<i>Gloeophyllum</i>	мелкие плодовые тела, редко		32
<i>Funaria, Cerrena</i>	мелкие плодовые тела, часто		31
полифаги типа			
<i>Ganoderma</i>	крупные плодовые тела, редко		30
	крупные плодовые тела, часто		29
<i>Tyromyces, Bjerkandera</i>	мелкие плодовые тела, редко		28
<i>Coriolus, Hirschioporus</i>	мелкие плодовые тела, часто		27
однолестные			
к роду растений типа			
<i>Inonotus</i>	крупные плодовые тела, редко		26
	крупные плодовые тела, часто		25
<i>Panellus</i>	мелкие плодовые тела, редко		24
	мелкие плодовые тела, часто		23
к семейству растений типа			
<i>Polyporus</i>	крупные плодовые тела, редко		22
<i>Laetiporus</i>	крупные плодовые тела, часто		21
	мелкие плодовые тела, редко		20
	мелкие плодовые тела, часто		19
полифаги типа			
<i>Lentinus</i>	крупные плодовые тела, редко		18
	крупные плодовые тела, часто		17
	мелкие плодовые тела, редко		16
<i>Schizophyllum</i>	мелкие плодовые тела, часто		15
Специализированные макромицеты - ксилотрофы подотдела			
Basidiomycotina			
к роду растений типа			
<i>Chaetomium</i>	встречаемость редко		14
<i>Pholiota</i>	встречаемость часто		13
к семейству растений типа			
<i>Pleurotus</i>	встречаемость редко		12
	встречаемость часто		11
полифаги типа			
<i>Lentinellus</i>	встречаемость редко		10
<i>Flammulina</i>	встречаемость часто		9
Зона дискомфорта			
Специализированные дрожжеподобные грибы ксилотрофы типа			
<i>Aureobasidium</i>	специализированные		8
<i>Tremella</i>	полифаги		7
Специализированные миксомицеты ксилотрофы			
	специализированные		6
	полифаги		5
Специализированные микромицеты ксилотрофы подотдела			
Ascomycotina			4
Митоспоровые грибы			
	Sphaeropsidales		3
	Melanconiales		2
	Moniales		1



Рис. 15-6. Грызущий гриб *Antrodia juniperina* встречается на *Juniperus excelsa* в юге естественного ареала растения-хозяина



Рис. 15-7. Ложный трутовик *Phellinus igniarius* относится ко второй группе специализированных ксилотрофных грибов, приуроченных к стволам древесных пород

Следующее звено адаптационного ряда занимают грибы, вызывающие периферическую гниль. Преимущественное положение здесь занимают виды грибов, у которых выражена специализация по семействам растений. К таким родам в Крыму мы относим *Corirolellus*, *Daedaleopsis*, *Cerrena*, *Finalia* и др. (рис. 15-10).

Структурными элементами адаптационного ряда ксилотрофных грибов в зоне дискомфорта являются макромицеты и однолетние дерсворазрушающие грибы с пластинчатым гименофором. Этот ряд начинается с родов *Oudemansiella*, *Pholiot*, *Lentinellus* и продолжается представителями родов *Lentinus*, *Pleurotus*, *Flammulina* (рис. 15-11, рис. 15-12). Они являются доминантными на интродуцентах в зоне дискомфорта и свидетельствуют о низкой адаптации растения. Кроме

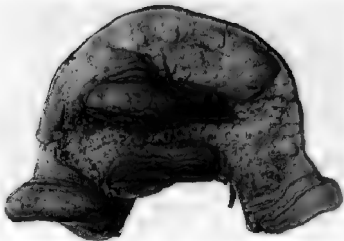


Рис. 15-8. Плодовое тело настоящего трутовика *Fomes fomentarius*, выросшего сначала на растущем дереве, а затем на упавшем. На древесных растениях гриб определяет 10 уровень адаптации.

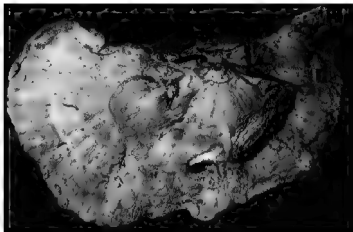


Рис. 15-9. Однолетний трутовый гриб *Laetiporus sulphureus* вызывает сильную стволовую гниль у растущих деревьев в зоне интродукции. В зоне естественного ареала этот гриб встречается на отмерших растениях.



Рис. 15-10. Ксилотрофный гриб Coriolus versicolor, вызывающий периферическую гниль стволов у отмерших деревьев. Большое количество плодовых тел на растении является признаком естественной экологической ниши этого гриба.

них, индикаторными в зоне дискомфорта являются еще три группы ксилотрофных грибов: специализированные дрожжалковые грибы, миксомицеты и микромицеты

15.6 Адаптационный ряд ксилотрофных грибов на корнях

Видовой состав трутовых грибов, приуроченных к корням древесных растений, очень беден. Особенно это касается аборигенных растений. В Крыму практически не известен ни один вид гриба, который был бы приурочен к конкретному виду растения. По родам же растений,



*Рис. 15-11. Временной экологической нишей макромицеты *Platyporia velutipes* является последний год жизни растения и первый год его разрушения кислотрофными грибами*



Рис. 15-12. Экологической нишей ксилотрофного макромицелия Lentinellus flabelliformis являются стволы отмерших плодовых древесных растений

перечисленные роды грибов равнозначны в адаптационном ряду и поэтому рассматриваются в нем произвольно.

Адаптационный ряд ксилотрофных грибов на корнях древесных растений

Ряд ксилотрофных грибов		Уровень адаптации
Зона оптимума		
к ксилотрофным кустарникам, деревьям и кустарничкам		
многолетние	с плодовыми телами	33
	без плодовых тел	32
однолетние	с плодовыми телами	31
	без плодовых тел	30
Зона адаптации		
к ксилотрофным почвопокровным и травянистым растениям		
однолетние типа <i>Polyporus</i>	с плодовыми телами	29
	без плодовых тел	28
Зона интродукции		
к пещализованным грибам позотела <i>Boydiumcostalis</i>		
к многолетним		
к ряду растений типа		
<i>Гелиопсис, Silene</i>	с плодовыми телами	27
	без плодовых тел	26
к семье вурчалки типа		
<i>Вурчалка, Рн. Дорос</i>	с плодовыми телами	25
	без плодовых тел	24
к инфузориям		
<i>Амёба, инфузория</i>	с плодовыми телами	23
	без плодовых тел	22
к однолетним		

Ряд ксилотрофных грибов		Уровень адаптации
к роду растений типа <i>Fistulina</i>	с плодовыми телами	21
	без плодовых тел	20
к семейству растений типа <i>Phacelia</i>	с плодовыми телами	19
	без плодовых тел	18
полифаг <i>Inonotus</i>	с плодовыми телами	17
	без плодовых тел	16
Зона дискомфорта		
Специализированные макромицеты из подотдела Basidiomycotina		
к роду растений	с плодовыми телами	15
	без плодовых тел	14
к семейству растений	с плодовыми телами	13
	без плодовых тел	12
полифаги типа <i>Armillaria</i>	с плодовыми телами	11
	без плодовых тел	10
Специализированные макромицеты		
к роду растений	Митоспоровые грибы	9
	Ascomycotina	8
к семейству растений	Митоспоровые грибы	7
	Ascomycotina	6
полифаги	Митоспоровые грибы	5
	Ascomycotina	4
Сапротрофы, неспециализированные ксилотрофы		
	низшие грибы	3
	вирусы	2
	бактерии	1

В отличие отaborитенных растений интродуценты гораздо чаще поражаются трутовыми грибами, вызывающими корневые гнили. Распространенность этих грибов в искусственных ценозах Южного берега Крыма составляет 10-20 %. У интродуцентов богаче родовой спектр трутовых грибов, приуроченных к корням. Все грибы этой группы относятся к многолетним видам, что является также характерным признаком. Порядок расположения в адаптационном ряду трутовых грибов на корнях в зоне интродукции составлен с учетом частоты их встречаемости и круга питающих растений. Чаще других на интродуцентах в Крыму встречаются грибы из родов *Phellinus*.



Рис. 15-13. Специализированный плодовой гриб Phyllostoria ribis на Jasminum fruticans в зоне естественного ареала растения (Южный берег Крыма)



Рис. 15-14. Трутовый гриб *Phellinus torulosus* вызывает корневую гниль и является одним из основных видов, определяющих срок жизни древесных интродуцентов в культивируемом ареале (Крым)

Ganoderma, *Fomitopsis*, которые и являются структурными элементами ряда (рис. 15-14). Замыкают звено адаптационного ряда в зоне интродукции однолетние трутовики типа *Phellinus*, *Inonotus*.

Адаптационный ряд грибов в зоне дискомфорта состоит из специализированных макромицетов типа *Armillaria*, специализированных микромицетов из подотдела *Ascomycotina*, группы митоспоровых грибов, сапротрофов, а также неспециализированных ксилотрофов, в число которых входят низшие грибы.

Адаптационные ряды ксилотрофных трутовых грибов на побегах, стволах и корнях необходимо составлять для каждого региона или ботанико-географической зоны.

16. Микологические карты растений

16.1 Теоретическое обоснование грибной карты растения

Когда были сформулированы основные законы формирования и развития грибов на древесных растениях, стало очевидно, что мы имеем дело с единой для всех растений системой грибов. Комплекс грибов, входящих в эту систему, постояен. Но он может изменяться во времени и пространстве и всегда будет характеризовать определенное состояние растения. Симбиотрофные грибы, приуроченные к растениям, являются составными частями этой системы.

Составление адаптационных рядов грибов по главным экологическим нишам древесных растений показывают, что комплекс биотрофных и ксилотрофных грибов для всех типов жизненных форм растений почти одинаковый. Это сходство сохраняется и по зонам ареала растения-хозяина, отличаясь лишь большей полнотой видового состава грибов в зоне естественного ареала по сравнению с культигенным. Видовой состав грибов для каждого вида растений в зоне естественного ареала является индивидуальным. В культигенном ареале состав грибов на всех растениях приобретает большое сходство.

Таким образом, мир грибов на древесных растениях упорядочен и прогнозируем, он не отличается особой сложностью. Трудности возникают лишь на этапе идентификации грибов, но они вполне преодолимы. Каждый вид растения, независимо от его численности в популяции имеет постоянный и индивидуальный набор грибов. Специализация грибов по растениям-хозяевам является основным законом природы. Исходя из этого, для каждого вида растений можно составлять грибной паспорт. Видовой состав грибов в таком паспорте является важнейшим таксономическим признаком. *Грибной паспорт* составляется на основе грибной карты, которая представляет собой микологическую характеристику растения во временном и пространственном континууме.

Создание грибных карт растений открывает широкие перспективы в биологической науке. Грибы, являясь неотъемлемой частью растения, выступают индикаторами критических процессов, происходящих внутри него. Это своеобразный показатель реакции растения на действие экстремальных внешних факторов. Изучение симбиотрофных грибов растений это и новый способ изучения жизни самого растения. Наряду с морфологическими, анатомическими, физиологическими показателями грибная карта является той характеристикой растения, без которой невозможно в полной мере понять его жизнь.

С помощью грибной карты можно прогнозировать нахождение на древесных растениях новых видов грибов, определять степень его адаптивности и жизнеспособности, устанавливать причины и сроки отмирания, определять продолжительность жизни. Она дает возможность

целенаправленно проводить поиск конкретного вида гриба по его точному "адресу" и оценивать, насколько полно проведена микологическая экспертиза того или иного объекта. Большое значение грибные карты имеют для защиты растений. Еще на стадии создания проектов парков, лесных культур и других типов насаждений можно прогнозировать все болезни древесных растений, которые могут здесь возникнуть, определять периодичность эпифитотий. Это даст возможность избежать многих неудач и проектировать биологически устойчивые типы насаждений. В практическом плане это позволяет разработать точные рекомендации по предупреждению развития грибных болезней в монокультурах и эффективно осуществлять профилактические мероприятия. Использование грибных карт в селекции позволяет прогнозировать последствия применения тех или иных мутагенов, рационально подбирать родительские пары, целенаправленно искать доноров устойчивости.

Нет сомнения, что грибные карты в будущем станут неотъемлемой и обязательной частью характеристики каждого растения. Целенаправленный сбор микологического материала с помощью грибных карт существенно облегчает научные исследования.

16.2 Структура грибной карты

Мир грибов на древесных растениях это абстрактный, невидимый невооруженным глазом микромир. Огромное количество грибов на растениях психологически трудно воспринимается и почти не поддается логическому анализу без его пространственной организации. Поэтому мы считаем, что микологическая информация должна быть представлена визуально, в виде рисунка, и абстрактно, в письменном изложении. Чтобы соединить абстрактное с реальным, необходимо было разработать *форму грибной карты*, которая бы отвечала всем этим требованиям. На наш взгляд, она должна состоять из четырех информационных блоков, которые включают основные характеристики гриба и растения (рис. 16-1).

Мы считаем такое размещение информации на грибной карте растения наиболее рациональным. С психологической или эмоциональной точки зрения весь материал даже по 20 параметрам одновременно воспринимается и запоминается легко. Вся грибная карта помещается на стандартном листе бумаги.

А). Экологические ниши

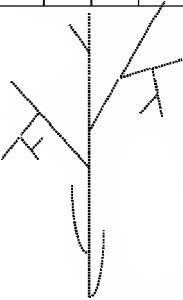
Растение представляет собой сложную систему органов, которые являются одновременно и экологическими нишами симбиотрофных грибов. Несмотря на всю сложность морфологической структуры древесного растения, на нем довольно четко выделяются главные органы или части. Их оказалось 17, и они встречаются почти на всех древесных растениях. Это минимальное количество экологических ниш, которые нам удалось выделить и подтвердить выделение индикаторными видами



Рис. 16-1. Размещение основных информационных блоков на грибной карте.

грибов. Реальное же количество экологических ниш будет установлено по мере углубленного изучения микобиоты растения. К главным экологическим нишам на древесных растениях мы относим: цветки, плоды, листья и хвою, симпатические побеги, стволовые и порослевые побеги, побеги I-IV порядков ветвления, верхнюю, центральную, комлевую части ствола, корни, мелкий листовый и веточный опад, крупный опад, отмершие стволы, пни. Все растение и его органы в этом информационном блоке представлены в виде стилизованных рисунков (рис. 16-2).

В верхней части рисунка размещены цветок, плод, лист, в нижней - опад, пни, корни. В центре размещается рисунок жизненной формы растения с основными экологическими нишами, приуроченными к кроне. В связи с тем, что типы жизненных форм растений различаются структурой кроны и общим габитусом, эта часть рисунка на грибной

				ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА							
				Дл	Дх	К	ПК	Л	П	Б	ПФ
				КЛАСС ВОЗРАСТА							
				I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
				ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ПРОИСХОЖДЕНИЕ							
				К	Е	Я	Кр	Кв	Ср	А	СА
				КАТЕГОРИЯ СОСТОЯНИЯ							
							1	2	3	4	5
								УСЛОВИЯ ПРОИЗРАСТАНИЯ			
								А	В	С	Д
ВИД РАСТЕНИЯ				ДРУГИЕ ОТМЕТКИ							

№ на схеме	Вид гриба	Развитие, балл	Признак поражен	Причина				
				Агр	Антр	Фен	Онт	Ар
1	2	3	4	5	6	7	8	9

Рис. 16-2. Форма для составления микологической карты древесных растений.

карте заменяема. Верхний и нижний рисунок при этом остаются неизменными. Мы разработали стилизованные рисунки 10 типов жизненных форм древесных растений: древесные породы, кустарники, полукустарники, лианы, плакучая форма древесного растения, пальма, юкка, кактусы, бамбуки, почвопокровные растения (рис. 16-3).

При составлении грибных карт должна существовать единая унифицированная система стилизованных изображений древесных растений. Она необходима при обмене информацией. Поэтому, на определенном этапе создания грибной карты растения целесообразно принять единую систему графических рисунков (рис. 16-4).

В). Растение

Этот информационный блок на грибной карте включает 6 групп характеристик растения: жизненную форму, класс возраста, географическое происхождение, категорию состояния, условия произрастания и графу "прочие или особые отметки". Информация об основных характеристиках растений представляется в зашифрованном виде.

Основные обозначения в графе "*Жизненная форма*" расшифровываются следующим образом: Д₁ — древесная порода лиственная; Д_х — древесная порода хвойная; К — кустарник; ПК — полукустарник; Л — лиана; ПФ — плакучая форма растений; П — пальма; Ю — юкка; Б — бамбук; О — опунция; ПП — почвопокровное растение. Здесь представлено 11 типов жизненных форм древесных растений, хотя мы знаем, что в природе их насчитывается более 30. Чтобы включить все, необходимо уплотнить существующий ряд или создать новый.

Практика показала, что существенные изменения микофиты большинства древесных растений наблюдаются не ранее чем через 5-10-20 лет, в зависимости от типа жизненной формы. Кроме того, в полевых условиях очень трудно установить точный возраст растения. Поэтому этот показатель всегда округляют до определенных периодов, которые в лесоведении называют "*классами возраста*". Мы считаем целесообразным эту градацию использовать при составлении грибных карт древесных растений. Для разных групп растений эти классы будут следующие: для быстрорастущих древесных пород 10-летние, для медленно растущих, твердолиственных — 20-летние, для кустарников — 5-летние. Для всех интродуцированных древесных пород, независимо от их жизненной формы, рекомендуется применять 10-летние классы возраста. Это объясняется тем, что возраст интродуцентов можно установить всегда с высокой точностью. Если изучается группа молодых растений, например до 10 лет, классы возраста разбивают по одному году. Возможны и другие варианты, все зависит от цели исследования.



Кустарник



Полукустарник



Лиана



Плакучая форма



Пальма



Юкка



Кактус



Бамбук



Почвопокровное растение

Рис. 16-3. Стилизованные рисунки типов жизненных форм древесных растений для грибных карт

	ПЛОДЫ
	ЛИСТЬЯ, ХВОЯ
	ЦВЕТОК
	СТЕБЕЛЬ
	КРУПНЫЙ ВАЛЕЖНИК
	КОРНИ
	МЕЛКИЙ ВАЛЕЖ, ЛИСТОВОЙ ОПАД
	ПОБЕГИ РАЗНЫХ ПОРЯДКОВ ВЕТВЛЕНИЯ
	РАСПОЛОЖЕНИЕ ТРУТОВИКОВ
	МЕСТА ОБРЕЗОК, ОБЛОМОВ
	“ВЕДЬМИНЫ МЕТЛЫ”
	МЕХАНИЧЕСКИЕ ПОВРЕЖДЕНИЯ
	ОБРЕЗКА КРОНЫ
	ГРИБ ВЫЯВЛЕН НА ЖИВОМ РАСТЕНИИ
	ПОВРЕЖДЕНИЕ ОГНЕМ

Рис. 16-4. Стилизованные изображения основных органов древесных растений к грибной карте

Графа *“географическое происхождение”* характеризует естественное местообитание растения на земле. Оно обычно совпадает с крупными регионами, странами, островами и т.п. Обозначается на грибной карте начатыми буквами этих стран, континентов. В Крыму, например, произрастают растения из 11 регионов земного шара: Китая (К), Европы (Е), Японии (Я), Крыма (Кр), Кавказа (Кв), Средиземноморья (Ср), Северной Америки (А), Средней Азии (СА), Сибири (Сб), Африки (Аф), Южной Америки (ЮА). Могут быть и другие привязки растений, например, к ботанико-географическим или геоботаническим районам, флористическим областям земли и т.д.

Графа *“категория состояния”* характеризует внешнее состояние или вид растения в амплитуде от здорового до полностью погибшего. Степень усыхания кроны является тем показателем, который характеризует жизнеспособность растения. Она довольно легко устанавливается уже при внешнем осмотре растения. Практика показала, что наиболее удобной в работе является балльная шкала установления категории состояния. Мы предлагаем 5-балльную шкалу: 1 балл — здоровое растение без признаков усыхания; 2 — слабое усыхание, отмирание однолетних побегов и текущего прироста; 3 — отмирание 10-15 % скелетных веток в кроне; 4 — отмирание 50 % кроны растения; 5 — растение полностью погибло.

Графа *“условия произрастания”* характеризует лесорастительные условия конкретной местности. Они могут быть выражены в виде типов леса, геоботанических округов, агроботанических районов и другое. При изучении микобиоты древесных растений такая подробная детализация типов лесорастительных условий излишня. Она требует специальных ботанических и лесотипологических знаний и не всегда оправдана. Наш опыт показывает, что какие-либо тонкие изменения в составе микобиоты, например, по смежным типам леса, практически невозможны. Важнейшие тенденции развития грибов на древесных растениях можно наблюдать при сравнении их по экотопам. Экотоп является более крупной лесотипологической единицей, он объединяет несколько типов леса и может распространяться на большие территории. В Крыму основные экотопы приурочены к ботанико-географическим зонам. На полуострове выделено 23 экотопа, которые объединены в четыре профические группы: А — боры, В — суборы, С — сугрудки и D — груды, дубравы. Дополнительные цифры под буквой показывают степень увлажненности типов лесорастительных условий и, таким образом, дифференцируют экотопы. Для других регионов и континентов характеристика экотопов будет иной.

Графа *“прочие отметки”* может включать любую информацию, которую исследователь сочтет важной и необходимой. Это может быть дата находки гриба, особенности местности, аномальные годы, номер

микологического образца и другое. При анализе микологического материала она может оказаться весьма полезной.

С). Грибы

В этом информационном блоке грибной карты приводятся основные сведения о грибах, выявленных на растении. Информация заносится в таблицу, включающую четыре графы (1-4).

Графа 1 Номер должен соответствовать местонахождению гриба в кроне растения

Графа 2 Указывается латинское название гриба в той стадии, в которой он был найден

Графа 3 Интенсивность развития гриба определяется в баллах и соответствует следующим величинам. Для некротрофных грибов: 1 - единичные пикниды на побегах; 2 - на 10 см побега не более 10 пикнид; 3 - на 1 см побега 1-2 пикниды, 4 - сплошное расположение пикнид с небольшими промежутками на поверхности побега; 5 - сплошные пикниды по всему побегу, в том числе и на скелетных ветках. Для филофитных грибов: 1 - единичные пораженные листья в кроне; 2 - поражена поросль или 25% листьев в кроне; 3 - поражено 50% листьев; 4 - поражено 100% листьев в слабой и средней степени; 5 - поражено 100% листьев в сильной степени, преждевременный листопад. Для трутовых грибов указывается количество плодовых тел, их возраст

Графа 4. Для некротических болезней отмечается возраст поражаемого побега или его диаметр; для болезней листьев - процент пораженных листьев в кроне; для трутовиков - возраст растения или диаметр ствола.

Д). Причины

При составлении грибной карты растения необходимо указать, чем вызвано появление того или иного гриба. Эта информация в некоторой степени будет носить субъективный характер и зависеть от уровня подготовки исследователя. Однако, она будет важна при обобщении результатов и установлении главной причины появления грибов на растении. Мы выделяем пять вероятных факторов и причин, вызывающих появление грибов на древесных растениях. В таблице они занимают графы 5-9. Обозначения по графам.

Графа 5. Нарушение агротехники (**Агр**). Эта графа заполняется также для всех растений, созданных искусственным путем

Графа 6 Антропогенное влияние (**Антр**). нанесение повреждений, выталтывание, отравление растений, высокий инфекционный фон.

Графа 7. Влияние неблагоприятных климатических условий, климатические аномалии, нарушения в фенологии развития растения (**Фен**)

Графа 8. Приуроченность грибов к определенному возрасту растения (**Онт**).

Графа 9. Произрастание растения в ярко выраженной зоне дискомфорта за пределами ареала (*Ar*)

Причин, вызывающих появление грибов, может быть одна или несколько. В этом случае на грибной карте зачеркивается одна или несколько граф.

16.3 Составление грибной карты

16.3.1 Микологические карты для декоративных растений

Составление грибной карты начинается с внесения выявленного гриба в конкретную экологическую нишу, изображенную на рисунке. Стилизованный графический рисунок изначально выполняется не сплошной линией, а пунктирной или точками. Поэтому место нахождения гриба на растении выделяется путем соединения этих точек на рисунке. Экологическую нишу зафиксированного гриба можно показать черной жирной линией или цветным фломастером. Каждой находке гриба на рисунке присваивается порядковый номер, который выносится в информационный блок "Грибы". На грибной карте может быть применено как произвольное присвоение номеров выявленным грибам, так и упорядоченное. В последнем случае все экзипли на древесных растениях должны иметь единую систему номеров. Это необходимо при создании компьютерной модели грибной карты, о чем будет сказано в следующем разделе. Под соответствующим номером приводится полное латинское название гриба в той стадии и том состоянии, в котором он выявлен на момент сбора. Графы "3" и "4" заполняются в соответствии с ранее изложенной методикой. Напротив названия гриба в информационном блоке "Причины" зачеркивается та клетка, которая по мнению исследователя соответствует предполагаемой причине появления гриба на растении.

Информация о растении включает полное латинское название вида, которое помещается под стилизованным рисунком. В информационном блоке грибной карты "Растение" все, что относится к изучаемому виду и находится в зашифрованном виде по графам, выделяется объединением соответствующей клетки.

Таким образом, каждая находка гриба на древесном растении имеет 20-30 параметров, характеризующих состояние гриба и растения. Разнообразное сочетание этих параметров создает на растении бесконечное количество экологических ниш для грибов.

16.3.2 Микологические карты для плодовых растений

Для плодовых растений грибная карта составляется несколько иначе, чем для декоративных видов. Это связано с тем, что жизнь плодового растения в большей степени зависит от человека. Когда мы говорим о плодовых растениях, мы подразумеваем и множество сортов. Часто число сортов исчисляется десятками, а иногда и сотнями. Так в Никитском ботаническом саду насчитывается около 300 сортов яблони (*Malus*), 500-600 сортов персика (*Persica*), более 200 сортов сливы

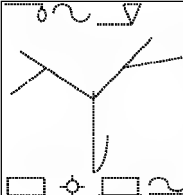
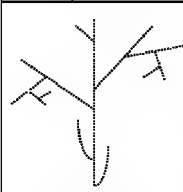
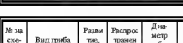
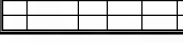
(*Prunus*) Поэтому при составлении грибной карты необходимо отметить, что мы имеем дело не с видом, а с сортом и указать его название. При микроклональном размножении делается также соответствующая отметка в графе "таксономическая группа" с указанием сорта и номера (кода) клона.

Существует два основных варианта содержания плодовых растений: с обрезкой и без обрезки кроны. К растениям, у которых ежегодно обрезается крона, относятся персик, яблоня, абрикос. Такой способ ухода за кроной приводит к тому, что у растений нет побегов IV порядка, стволовой поросли. В связи с этим на таких растениях отсутствуют и грибы, приуроченные к этим органам. К растениям, у которых обрезка кроны вообще не проводится или проводится нерегулярно относятся вишня, инжир, айва, хурма и другие. Они имеют такую же структуру кроны, как и декоративные виды растений. Таким образом, в зависимости от вида плодового растения и технологии его содержания, мы имеем два варианта одного типа жизненной формы (1 и 2), которые изображаются на грибной карте (рис. 16-5).

Микобиота растения и интенсивность развития биотрофных грибов зависят от способа обрезки. При слабой обрезке удаляется 5-10% вегетативных побегов, при средней 10-20%, при сильной от 25 до 40%, при очень сильной остаются только побеги I порядка. Кроме того, в зависимости от вида и сорта растения обрезка осуществляется в различное время года, как в период покоя, так и в период вегетации. По нашим данным, время проведения обрезки влияет на формирование определенных стадий у некротрофных грибов и на процесс формирования плодовых тел и органов спороношения. Поэтому в грибной карте выделены отдельно графы "Способ обрезки" и "Время обрезки".

Состояние плодовых растений в значительной степени зависит от уровня агротехнического ухода и схемы посадки. Черный пар в плодовом саду, отсутствие сорной растительности, регулярное внесение удобрений являются показателями "высокого" агротехнического фона, хорошего состояния растений и слабого развития биотрофных грибов. И, наоборот, загущенные, неухоженные плодовые сады являются примером "низкой" агротехнической культуры и причиной массового развития вредителей и болезней. От схемы посадки зависит площадь питания растения и его состояние в целом. Эта информация является важной для характеристики растения, и ее необходимо обязательно учитывать при составлении грибной карты.

Таблица, в которой приводятся сведения о микобиоте вида, формы, сорта, клона плодового растения, составляется с учетом их биологических особенностей. Известно, что разные виды растений одного рода имеют разные виды грибов также одного рода. У разных же

	ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА							
	ДЛ	ДВ	ХД	К	ПК			
	ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ГРУППА							
	Вид	Форма	Сорт	Клон				
	МЕСТО ПРОИЗРАСТАНИЯ							
	ПС	КС	КЛС	ГК	КЮБ			
	ВОЗРАСТ							
	2	4	6	8	10	12	14	
	КАТЕГОРИЯ СОСТОЯНИЯ							
				1	2	3	4	5
	СПОСОБ ОБРЕЗКИ							
	Нет	Слаб	Ср	Сильн	Оч сил			
	ВРЕМЯ ОБРЕЗКИ							
	Лет	Ос	Зим	Ран Вес	Поз Вес			
	АГРОТЕХНИЧЕСКИЙ ФОН							
	Высокий	Средний	Низкий	Плохой				
	СХЕМА ПОСАДКИ							
	2*2	3*3						
ВИД РАСТЕНИЯ				ПРОЧИЕ ОТМЕТКИ				
СОРТ. НАЗВАНИЕ								

№ за- схе- ме	Вид гриба	Разме- ры, балл	Распро- стране- ние, %	Диаме- тр по- бегов, мм	Ана- морфа	Телео- морфа	Стери- льная форма	Жизне- способ- ность спор	Срок появле- ния	Продол- жительность
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11

Рис. 16-5. Форма микологической карты для плодовых древесных растений.

сортов одного растения очень часто бывают одни и те же виды симбиотрофных грибов. Как различить такие сорта по микологическим признакам? Наши исследования показывают, что различия следует искать в биологических особенностях развития этих грибов. На разных сортах одни и те же виды грибов ведут себя по-разному. У них могут быть разные границы экологических ниш, иные сроки развития биотрофных грибов, они могут различаться по стадиям развития, по интенсивности образования плодовых тел и степени их созревания, по жизнеспособности конидий и спор, по другим параметрам. Именно эти и другие тонкие различия в биологии симбиотрофных грибов и являются микологическими признаками сорта. Перечень этих признаков приведен в разделе "Выделение подуровней в адаптационных рядах".

В связи с тем, что каждый вид плодового растения имеет свою специфическую технологию содержания, рекомендуется разрабатывать для каждого из них индивидуальную форму грибной карты. Например, для *Persica vulgaris* это будет одна форма, для *Armeniaca vulgaris* другая, для *Cerasus vulgaris* третья. В таких картах можно будет максимально учесть индивидуальные особенности вида растения и развития симбиотрофных грибов.

16.3.3 Микологические карты для роз

Грибные карты для роз (*Rosa*) составляются иначе, чем для декоративных и плодовых растений. Розы, как и плодовые растения, насчитывают огромное количество сортов. Оно исчисляется не сотнями, а тысячами. Во всем мире известно более 10 тыс. сортов роз. Род *Rosa* имеет также множество дикорастущих видов, в настоящее время их насчитывается около 400. Большая их часть используется для селекции новых сортов. При составлении грибной карты необходимо обязательно отмечать, к какой таксономической группе относится изучаемый объект: к виду, форме или сорту (рис. 16-6).

Розы имеют несколько типов жизненных форм: кустарники листопадные (КЛ), кустарники полулистопадные (КПЛ), кустарники вечнозеленые (КВЧ), лианы (Л). Этот признак является одним из важнейших, он определяет наличие целого комплекса грибов на растениях. Микобиота листопадных и полулистопадных кустарников отличается по видовому составу и некоторым особенностям развития грибов на листьях от микобиоты других групп растений.

Возраст растений также существенно влияет на формирование микобиоты. Большинство видов и сортов роз отличаются большой энергией роста, поэтому при составлении грибной карты целесообразно определять возраст растений с точностью до одного года.

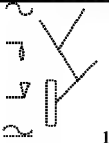
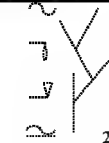
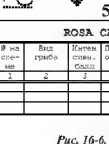
Дата составления модели						Таксономическая группа			
				Вид	Форма	Сорт			
				Жизненная форма					
				кл	нкл	квч	л		
				Возраст растения					
				1	2	3	4	5	
				Место произрастания					
				пс	кс	кпс	гг	квг	
				Состояние растения					
				1	2	3	4	5	
				Селекционная группа					
				Чайно-гибридные		Грандифлора		Флорибунда	
				Розы кордеса		Плетистые		Миниатюрные	
Парковые		Полиантовые		Штамбовые					
				Агротехнический фон					
				Выс	Ср	Низ	Плх		
				Тип формирующей обрезки					
				1	2	3	4	5	6
				Время обрезки					
I	II	III	IV	V	VI				
VII	VIII	IX	X	XI	XII				
Примечание									
ROSA CANINA L.									
№ на схеме	Вид гриба	Интенсивность	Поражено органов, %	Анаморфа	Теломорфа	Стадия развития гриба	Стерильная форма	Жизнеспособность спор, %	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	

Рис. 16-6. Форма микологической карты для розы

В графе "место произрастания" можно указывать ботанико-географическую зону, геоботанический, агроклиматический район, экотоп, тип леса или включать другие параметры, которые по мнению исследователя, влияют на процесс формирования микобиоты.

Кроме основных четырех типов жизненных форм большинство роз делится еще на девять селекционных групп. Они объединены по способу получения сорта, имеют хорошо выраженные морфологические признаки и представляют собой как бы дополнительные типы жизненных форм. Эти группы существенно различаются по микологическим показателям: миниатюрные розы отличаются от штамбовых, плетистые от почвопокровных и т.п. Поэтому при составлении грибной карты необходима точная информация о селекционной группе изучаемых растений.

Микобиота листьев и цветков у роз определяется типом формирующей обрезки. Наши исследования показывают, что с помощью выбранного типа обрезки можно регулировать устойчивость растения к той или иной болезни. Обрезкой можно изменить границы экологических ниш симбиотрофных грибов, их количество, сдвигать сроки развития грибов. Мы выделяем шесть основных типов формирующей обрезки у роз. При первом (1) типе производится обрезка побегов III порядка, при втором (2) побегов II порядка, при третьем (3) I порядка. При четвертом типе (4) производится посадка растения "на пень". Все четыре типа обрезки используются для сортов роз. Для видов роз (5) применяется обычная обрезка, характерная для декоративных кустарников. Обрезка лиан (6) осуществляется путем формирования центрального ствола большой высоты, то есть обрезается вся нижняя часть кроны. На схеме показаны шесть основных типов обрезки. При составлении грибной карты вида или сорта розы следует обязательно отмечать тип формирующей обрезки.

Обрезка у роз осуществляется в течение всего года. Сроки обрезки также влияют на процесс формирования и развития грибов. Чтобы установить, как влияет обрезка, необходимо отмечать месяц, когда она проводилась. Такая информация расширяет возможности при анализе микологического материала и позволяет более точно установить причину появления на растениях биотрофных грибов. В сведения о грибах на розах необходимо включать те же параметры, которые используются при составлении грибных карт плодовых растений.

Вид растения *Fraxinus oxycarpa*

Возраст 10 и 20 лет (соответственно I и II классы возраста).

Место произрастания – Южный берег Крыма (экотип С₂).

Происхождение аборигенный вид.

На примере двух классов возраста и пяти состояний растения от здорового (1) до погибшего (5) покажем, как формируется микобиота на этом виде растения, как составляется и как оформляется грибная карта. Для каждого класса возраста составляется, как минимум, пять схем, показывающих пространственное распределение грибов по основным органам растений. Пять схем отражают различные состояния растения: здоровое (1), слабое (2), среднее (3), сильное усыхание (4) и полностью погибшие (5). Таким образом, для двух классов возраста растения мы имеем 10 рисунков, для трех 15, для четырех 20 и т.д. Каждый рисунок представляет собой фотографию определенного состояния растения в определенном возрасте и соответствующую этим параметрам микобиоту. Микологическая информация заносится в таблицу, расположенную в нижней части грибной карты. В каждом классе возраста, таким образом, будет пять различных ситуаций формирования грибов. В таблице для каждой ситуации указывается класс возраста и состояние растения. Предлагаем сокращенный вариант заполнения этой таблицы (рис. 16-9).

Ситуация I-1 (первый класс возраста, растение здоровое)

Биотрофный гриб *Phoma divergens* (1) выявлен на стволовой поросли. Других грибов не выявлено.

Ситуация I-2 (первый класс возраста, слабое усыхание).

Биотрофный гриб *Phoma divergens* (1) выявлен на стволовой поросли. Гриб *Diplodia inguinans* (2) выявлен на отмерших побегах III-IV порядков.

Ситуация I-3 (первый класс возраста, средняя степень усыхания)

Биотрофный гриб *Phoma divergens* (1) выявлен на стволовой поросли, обычный вид. Гриб *Phomopsis scobinella* (4) встречается на стволовой поросли отдельных экземпляров, редко. Экологической нишей гриба *Diplodia inguinans* (2) являются побеги III-IV порядков, встречается на всех ослабленных растениях. Биотрофный, специализированный к растениям семейства *Oleaceae* вид *Cytospora pruinosa* (3) встречается повсеместно на побегах II порядка. Гриб *Othia sp.* (5), сумчатая стадия гриба *Diplodia inguinans*, формируется на веточном опаде.

Ситуация I-4 (первый класс возраста, сильное усыхание)

Отмирает до 50 % кроны. Гриб *Phoma divergens* (1) встречается на стволовой поросли. Гриб *Diplodia inguinans* (2) отмечен на плевой поросли и побегах IV порядка. Экологической нишей гриба *Cytospora pruinosa* (3) являются побеги II-III порядков. Гриб *Valsa cypri* (6), сумчатая стадия гриба *Cytospora pruinosa*, отмечается только на побегах I порядка.

ТАБЛИЦА К ГРИБНОЙ КАРТЕ

№ на схеме	Вид гриба	Развитие, баллы	Признак пораже- ния	Причина				
				Агр	Антр	Фен	Онт	Ар
1	2	3	4	5	6	7	8	9
	СИТУАЦИЯ I - 1							

	СИТУАЦИЯ I - 2							

	СИТУАЦИЯ I - 3							

	СИТУАЦИЯ I - 4							

	СИТУАЦИЯ I - 5							

	СИТУАЦИЯ II - 1							

	и т.п.							

Рис. 16-9. Порядок заполнения таблицы на грибной карте.

Ситуация I-5 (первый класс возраста, растение полностью погибло). Экологической нишей некротрофных грибов в этом случае является вся крона растения, включая и центральный ствол. Гриб *Diplodia inguinans* (2) встречается на порослевых побегах и побегах IV порядка. Гриб *Cytospora pruinosa* (3) отмечается на побегах III порядка. Экологической нишей гриба *Valsa coryi* (6) являются побеги I-II порядка и стволовая поросль.

Для следующего класса возраста растения запись производится в той же последовательности, что и для первого.

Ситуация II-1 (второй класс возраста, здоровое растение).

Гриб *Phoma fraxinea* (7) биотрофный вид, приуроченный к побегам IV порядка и пневой поросли. Произошла смена вида гриба: вместо широкоспециализированного появился узкоспециализированный вид.

Ситуация II-2 (второй класс возраста, слабое усыхание)

Гриб *Phoma fraxinea* (7) отмечен на стволовой и пневой поросли. Гриб *Diplodia inguinans* (2) выявлен на побегах IV порядка. Одновременно встречается его сумчатая стадия *Othnia sp.* (5), которая также отмечается на веточном опаде.

Ситуация II-3 (второй класс возраста, среднее усыхание)

Экологической нишей гриба *Diplodia inguinans* (2) являются побеги IV порядка, а также стволовая и пневая поросль. Гриб *Cytospora pruinosa* (3) встречается на побегах III порядка. Гриб *Hysterographium fraxini* (8), специализированный к данному роду растения, встречается только в зонах оптимума и адаптации ареала растения-хозяина. Встречается на побегах III порядка в равных пропорциях с предыдущим видом.

Ситуация II-4 (второй класс возраста, сильное усыхание)

Гриб *Diplodia inguinans* (2) распространен на стволовой поросли, где встречается одновременно и его телеоморфа *Othnia sp.* (5). Гриб *Cytospora pruinosa* (3) распространен преимущественно на побегах IV порядка, реже встречается на побегах III порядка. Гриб *Hysterographium fraxini* (8), биотрофный вид, выявлен на побегах II и III порядков, встречается только в стадии телеоморфы, анаморфа неизвестна. Гриб *Diatrypella verruciformis* (9), ксилотрофный микромицет, периодически отмечается на веточном опаде.

Ситуация II-5 (второй класс возраста, полностью отмершее растение).

Грибы *Diplodia inguinans* (2) и *Cytospora pruinosa* (3) часто отмечаются на порослевых побегах в равных пропорциях. Экологической нишей гриба *Hysterographium fraxini* (8) являются побеги II-IV порядков. Базидиальный дереворазрушающий гриб *Byssomerulius corium* (10) встречается изредка на побегах I порядка, на которых не вызревают плодовые тела биотрофных микромицетов. Гриб *Funalia gallica* (11), базидиальный ксилотрофный гриб, относится к группе специализированных к растениям семейства *Oleaceae* видов, выявлен на пнях срезанных деревьев. Ксилотрофный сумчатый гриб *Sarcoscypha coccinea* (12) встречается во влажное время года очень редко, преимущественно на веточном опаде.

Аналогичным образом ведутся и все остальные записи в таблице "грибной карты растения".

Микологическая карта включает три схематических рисунка, иллюстрирующих разное положение древесного растения во время развития на нем дереворазрушающих грибов. Это стоящее дерево (А), обломанный ствол (В) и валежный ствол со скелетными ветками и побегами (С).

На рисунке сплошная линия обозначает голую древесину, пунктирная — кору. Если трутовый гриб выявлен на дереве с сохранившейся корой, то пунктирная линия обозначается фломастером сплошной. На отдельных оголенных участках древесины, на которых выявлен гриб, его местонахождение обводится сплошной фигурной линией (рис. 16-7). Кроме графических рисунков, микологическая карта включает 20 информационных ячеек, в которых в закодированном виде представлена информация о растении, грибе и экотопе.

Дополнительная информация записывается в графу «Прочие отметки». Туда же заносится кодовый номер карты, который включает: год, число и месяц, номер образца. Например - 99 - 404 - 5327.

Обозначения на информационном блоке карты:

Жизненная форма. Условные обозначения на микологической карте такие же, как для древесных декоративных растений.

Возраст. Удобными для использования являются классы возраста. Для твердолиственных древесных пород применяются 20-летние классы, для мягколиственных - 10-летние, для кустарников, полукустарников, лиан - 5-летние.

Географическое происхождение. Обозначения те же, что и на микологической карте для декоративных древесных пород.

Высота. Для растущих и стоящих деревьев определяется высотомером с точностью до 1 м для древесных пород и 0,5 м для кустарников. Длина валежных стволов определяется мерной лентой от места нижнего облома ствола до вершины.

Состояние растения. Используются те же баллы оценки состояния деревьев, что и для декоративных древесных растений.

Условия произрастания. Условные обозначения экотопов те же, что и на микологических картах для декоративных древесных пород.

Положение ствола. Формирование плодовых тел дереворазрушающих грибов в значительной мере зависит от положения ствола. От того, стоячее дерево или наклоненное, зависит влажность древесины в разных частях ствола и, естественно, видовой состав грибов. В микологической карте предусмотрено фиксировать пять положений ствола: **Ст** — стоячий, **Нк** — наклоненный, **Вл** — валежный, **Пп** — погруженный в почву, **Пв** — погруженный в воду.

Местонахождение гриба. Указывается пространственная экологическая ниша гриба или его местонахождение на дереве: **СВ** — скелетные ветки, **ВЧС** — верхняя часть ствола, **ЦЧ** — центральная часть,

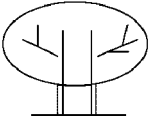
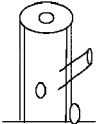
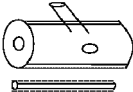
А 			ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА										
			Дх	Дс	КЛ	КВ	ЛК	Л	П	ПФ			
			ВОЗРАСТ										
			I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
			ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ПРОИСХОЖДЕНИЕ										
Б 			КАТЕГОРИЯ СОСТОЯНИЯ										
			1	2	3	4	5						
			УСЛОВИЯ ПРОИЗРАСТАНИЯ										
			А	В	С	Д							
			ПОЛОЖЕНИЕ СТВОЛА										
С 			МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ ГРИБА										
			СВ	ВЧС	ЦЧ	НЧС	КМЧ	К					
			в	м	с	см	н	т					
			СТАДИИ РАЗЛОЖЕНИЯ ДРЕВЕСИНЫ										
			I	II	III	IV	V						
ВИД РАСТЕНИЯ, СУБСТАТА			ТИП ГНИЛИ										
			Я	З	ЯЗ	П							
ПРОЧЕЕ ОТМЕТКИ			ПРОЧЕЕ ОТМЕТКИ										
№ на оселе	Вид гриба	Количество плодовых тел	Размеры гриба	Возраст гриба	Состояние гриба								

Рис. 16-7. Форма микологической карты для трутовых грибов.

НЧС нижняя часть ствола, **КМЧ** комлевая часть, **КР** корень. Д дуплю. При этом отмечается диаметр побега или ствола в местах обнаружения гриба. Если по стволу выявлено несколько видов грибов, для каждой экологической ниши указывается порядковый номер, соответствующий номеру и названию гриба на схеме. На лежащем стволе отмечаются следующие положения гриба: **в** – верх субстрата, **вс** – выше среднего уровня, **с** – середина, **сни** – ниже среднего уровня, **н** – низ, **т** – торцевая часть ствола.

Характеристика гриба. Местонахождение гриба на дереве или субстрате соответствует номеру на схеме, и под этим же номером заносится в таблицу характеристики гриба. Указывается количество плодовых тел дересворазрушающих грибов в соответствующей экологической нише. Приводятся размеры плодовых тел трутовых грибов, отмечаются самые большие и самые маленькие. Если есть возможность для многолетних трутовых грибов визуально установить их возраст, то приводят эти цифры. Для однолетних грибов отмечается примерный возраст в декадах, месяцах. Состояние гриба оценивается по его внешнему виду, по повреждениям его насекомыми или степени механического разрушения. Отмечается, живое или отмершее плодовое тело гриба.

Стадии разложения древесины

I Возраст валежного ствола не более 1 года. Кора вся сохранена, изменения окраски древесины не наблюдается.

II Возраст валежного ствола более 1 года. Кора местами разрушена, древесина частично обнажена, наблюдается изменение ее окраски в сторону темных цветов.

III До 50 % поверхности ствола без коры. Древесина с хорошо выраженной твердой гнилью, структурно не разрушена.

IV Ствол без коры. Древесина рыхлая, мягкая, хорошо заметно скопление грибницы в виде пленки.

V Многолетний валежный ствол покрытый мхом. Структура древесины по всей периферической части ствола полностью разрушена.

Тип гнили. При отсутствии плодовых тел трутовых грибов важным признаком для идентификации гриба может служить тип вызываемой гнили. По расположению гнили на поперечном разрезе корней, стволов, ветвей различают: **Я** ядровую гниль, **З** заболонную, **ЯЗ** ядрово-заболонную или смешанную, **П** периферическую или поверхностную. В качестве дополнительной информации указывается цвет гнили: бурая (**бур**), белая (**бел**), мраморная (**мрм**), распространение ее по кроне: корневая (**кор**), комлевая (**ком**), стволовая (**ств**), верхняя (**вер**), гниль ветвей (**вет**). Дополнительная информация указывается в скобках и обозначается знаком «+» к основному типу гнили. Например: **Я (бур + ств)**

16.4 Грибные карты фактические и теоретические

Грибной паспорт или полная грибная карта состоит из множества отдельных карточек, которые отражают микологическую ситуацию на определенном промежутке жизни растения. Таких карт может быть бесчисленное множество, и чем их будет больше, тем точнее будет грибная карта. Однако, существует все же обязательный минимум таких отдельных карточек, на основе которых строится полная микологическая модель растения. Эти карточки должны охватывать весь период жизни растения и учитывать важнейшие факторы, влияющие на изменения микобиоты. К таким факторам относятся возраст растений и их состояние или степень усыхания. Минимальное количество грибных карточек вычисляется путем умножения максимального числа классов возраста растения на пять различных его состояний в амплитуде от здорового до погибшего. Для большинства древесных растений, интродуцированных в Крым, максимальное количество классов возраста составляет 15, что соответствует 150 годам. Следовательно, минимальное количество карточек должно составлять 75.

Фактическое же количество их может быть разным, причем микологическая информация не всегда поступает к нам в том порядке, в каком бы нам хотелось. Иногда очень трудно или почти невозможно бывает получить сведения о видовом составе грибов на растениях конкретного класса возраста или состояния. Поэтому на практике приходится обходиться той информацией, которая имеется на данный момент, то есть самой минимальной.

Полную грибную карту древесного растения только по фактическим данным построить практически невозможно. Эта проблема решается путем создания *теоретических грибных карт*, которые основаны на прогнозировании появления грибов. Для этого необходимо использовать адаптационные ряды грибов по главным экологическим нишам. Имея, например, фактические данные о микобиоте растения только V и X классов возраста, теоретически можно восстановить микологическую ситуацию VI, VII, VIII, IX классов с точностью до рода гриба, а в отдельных случаях и до вида. Создание полных грибных карт может растянуться на долгие годы. Поэтому теоретические грибные карты являются вынужденной мерой на определенном этапе исследований, они необходимы для принятия срочных решений. По мере поступления новой информации теоретические грибные карты уточняются и постепенно замещаются фактическими.

16.5 Кодирование микологической информации

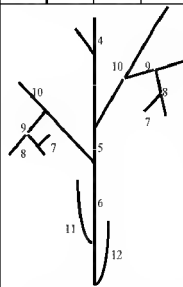
Составление грибного паспорта связано с накоплением большого количества отдельных карточек, фиксирующих микологическое состояние растения на каком-то этапе его жизни. Карточки систематизируются в определенном порядке, и таким образом составляется картотека. Порядок расположения карточек зависит от того,

какой будет принят принцип кодирования информации. Шифр или код карточки, на наш взгляд, должен включать несколько важнейших параметров, относящихся к растению. Он не должен быть громоздким и сложным для восприятия и запоминания. Практический опыт показывает, что для шифра грибной карты достаточно уже трех параметров, которые определяют или характеризуют состав грибов на растении: Это класс возраста, состояние и условия произрастания или экотоп. Если грибная карта составляется по фактическим данным, впереди ставится буква F, если она теоретическая - Т. Например, шифр F V-3-C означает, что имеется микологическая информация, составленная на основе фактических данных (F) для растения в возрасте 50 лет (V), со средней степенью усыхания (3), произрастающего в свежей судубраве на Южном берегу Крыма (C). Шифр грибной карты заносится в графу "микологическая модель", расположенную выше стилизованного рисунка растения. Единый принцип шифрования грибных карт позволит оперативно осуществлять обмен информацией.

Компьютерный вариант микологической карты

Составление микологических карт растений и обработку информации можно осуществлять с использованием компьютерной техники. Для этого на грибной карте определяется перечень информационных ячеек, которым присваиваются порядковые номера (рис. 16-18). Все органы и части древесного растения также нумеруются. В итоге грибная карта представляет собой жесткую информационную систему с единым шифровым кодом для всех растений. Это даст возможность целенаправленно проводить сбор микологической информации и обмениваться ею при составлении полных грибных карт определенных видов растений. Для анализа материала на компьютере необходимо разработать соответствующую программу. Она позволит осуществлять анализ микологической информации одновременно по двум, трем, пяти и т.д. параметрам, что вручную сделать практически невозможно. Код грибной карты растения в этом случае будет состоять из группы цифр, количество которых будет варьировать от числа рассматриваемых параметров. Например, цифровой код у *Cupressus sempervirens* 1, 7, 8, 19, 29, 39, 45, 53, 55, 56, 59, 61 будет означать, что на грибной карте имеется информация о микобиоте плодов и побегов III-IV порядков. Возраст такого растения 40 лет, родина - Средиземноморье, зафиксировано сильное усыхание, растение интродуцировано на Южном берегу Крыма. Приводятся данные о видовых названиях грибов, интенсивности их развития с указанием возможных причин, которые спровоцировали их появление.

			
1	2	3	



ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА							
Дл	Дх	К	ПК	Л	П	Б	ПФ
18	19	20	21	22	23	24	25

КЛАСС ВОЗРАСТА							
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
26	27	28	29	30	31	32	33

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ПРОИСХОЖДЕНИЕ							
К	Е	Я	Кр	Кв	Ср	А	СА
34	35	36	37	38	39	40	41

КАТЕГОРИЯ СОСТОЯНИЯ							
			1	2	3	4	5
			42	43	44	45	46

УСЛОВИЯ ПРОИЗРАСТАНИЯ							
				А	В	С	Д
				47	48	49	50

			
13	14	15	16, 17

ВИД РАСТЕНИЯ		ПРОЧИЕ ОТМЕТКИ	
61		61	

№ по схеме	Вид гриба	Развитие, балл	Поражен	Причина				
				Агр	Антр	Фен	Онт	Ар
52	53	54	55	56	57	58	59	60

Рис. 16-18. Цифровое кодирование информации на микологической карте древесного растения.

16.6 Контроль за поступающей информацией

Целенаправленный сбор микологического материала позволяет значительно сэкономить время при создании грибной карты растения. Для этого подготавливаются специальные вспомогательные таблицы, с помощью которых осуществляется контроль за поступающей информацией. Одной из таких таблиц может быть схема ареала растения. Она включает сведения о его распространении по экотопам изучаемого региона и о максимальной продолжительности жизни этого растения (рис. 16-11). Схема включает определенное число полных и неполных клеток, которые являются информационными ячейками. Каждая карточка как фрагмент грибного паспорта растения имеет свой шифр, с помощью которого легко найти на схеме соответствующую информационную ячейку. Эта ячейка (клетка) зачеркивается или закрашивается, что свидетельствует о заполненности ее микологической информацией. Незаполненные ячейки на схеме указывают на необходимость вести поиск недостающей информации, по ним видно, на растениях какого еще возраста и в каких экотопах необходимо произвести сбор микологического материала для составления грибной карты растения.

Аналогичные вспомогательные таблицы и схемы контроля за поступающей информацией составляются с учетом и других параметров.

16.7 Расчет необходимого количества грибных карточек

Ранее мы установили, каким должен быть обязательным минимум карточек при составлении полной грибной карты. Он составляет 75 карточек. Максимальное же их количество может быть самое разное. Теоретически его можно рассчитать по формуле:

$$M = A \times \Sigma x \times C \times H,$$

где: А – классы возраста;

Σ – количество занимаемых экотопов;

С – состояние растения;

Н – количество главных экологических ниш по органам растений

Для аборигенных пород, например, *Fagus orientalis*, количество карточек согласно этой формуле должно составлять 14875, для интродуцированных, например из Китая, растений, 4875. Это идеальные величины, которых на практике достичь почти невозможно. Да и не требуется пока такого огромного количества карточек для составления полной грибной карты. Полную грибную карту древесного растения можно создать используя минимальную норму отдельных карточек.

Эко- тип	Класс возраста											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
A ₁												
A ₂₋₄												
B ₁												
B ₀												
B ₁												
B ₂												
B ₂₋₄												
C												
C ₀												
C ₁			**									
C ₁₋₄					*				***			
C ₂	**						***					
C ₂₋₄			***						*			
C ₃												
C ₃₋₄												
D ₀												
D ₁												
D ₂												
D ₂₋₄												
D ₃												
D ₃₋₄												
D ₄												
D ₅												

Рис. 16-11. Вспомогательная таблица для составления микологической карты древесного растения. На рисунке изображен культивируемый ареал древесных интродуцентов из Китая в Крыму. Пример контроля за поступающей информацией.

16.8 Идеализированная грибная модель древесного растения

Одной из самых трудных проблем в микологии является определение нормы грибов на растениях. Что же такое норма? *Норма* — существующее в природе оптимальное состояние, соотношение и количество составляющих организм компонентов, необходимое для его

жизнедеятельности и воспроизводства. А обязательным компонентом любого древесного растения, как мы установили, являются грибы. Под организмом необходимо понимать как отдельные органы растения, так и все растение в целом. Популяция, насаждение являются также единым организмом, и важным признаком его жизнедеятельности являются количественные показатели компонентов, в частности, грибов. В понятие "нормы грибов" на древесных растениях должны включаться, на наш взгляд, следующие показатели: а) сведения об общем видовом составе биотрофных и ксилотрофных грибов, б) порядок распределения грибов по экологическим нишам, в) основные варианты сукцессионных рядов в эконишах, г) возраст поражаемых растений д) интенсивность развития грибов, е) доминантные роды/виды грибов в эконишах, ж) стадии развития биотрофных грибов и другое.

Идеализированная грибная модель представляет собой сборный тип модели древесного растения, независимо от типа жизненной формы. Она основана на общих тенденциях и закономерностях развития грибов, которые наблюдаются в естественном арсале на всех древесных растениях. Все процессы формирования и развития грибов, которые протекают в основном в зоне оптимума и, частично, в зоне адаптации, составляют своеобразный *природный эталон*. С ним сравнивают полученные результаты микологической оценки растений и определяют степень отклонения их от нормы.

К самым важным признакам, определяющим биологическую норму грибов на древесных растениях, мы относим следующие.

Нахождение специализированных микромицетов. У каждого растения имеется определенный набор специализированных грибов, свойственный только этому виду, который можно установить только на родине этого растения. Узкая специализация грибов является основой естественного иммунитета растений. Установлено, что на устойчивых растениях обитает больше видов грибов, чем на восприимчивых к болезням. Отсутствие или редкая встречаемость специализированных грибов указывает на снижение адаптивных способностей растений.

Наличие специализированных трутовых грибов. Каждое растение имеет свой предельный возраст и разрушается трутовыми грибами, характерными исключительно для этого вида, рода. Эти грибы являются индикаторами старости. Срок от момента их появления до полной гибели растения может составлять 10-30 лет. Для аборигенной флоры эти грибы, в основном, известны. Древесные интродуценты обычно не доживают до естественной старости, они преждевременно поражаются трутовыми грибами, инфекционный фон которых формируется на основе неумелой хозяйственной деятельности человека. На антропогенных территориях многолетние специализированные трутовые грибы замещаются однолетними.

Викарные виды грибов. Появление викарных видов как микромицетов, так и дереворазрушающих грибов характерно

исключительно для интродуцентов и растений, произрастающих на крайних границах ареала.

Стадии развития грибов. Замечено, что климатические аномалии сокращают цикл развития паразитных грибов, снижают их интенсивность, а некоторые виды не вызревают вовсе. На растениях с высокими адаптивными способностями биотрофные грибы в экологических нишах чаще всего встречаются в стадии анаморфы. В местах, где условия неблагоприятны для растений, доминирует телеморфа специализированного гриба или телеморфа другого вида. Во всех случаях нахождение биотрофных грибов в стадии телеморфы на побегах I-IV порядков (*Cucurbitaria*, *Ootha*, *Falsa*, *Leucostoma*, *Diaporthe*) указывает на низкую адаптивную способность растений.

Специализация грибов по экологическим нишам. Каждый гриб на растении занимает свою строго определенную экологическую нишу. Наиболее четко это прослеживается у некротрофных грибов. Поэтому в качестве индикаторов адаптивных способностей растений мы предлагаем использовать специализированные биотрофные грибы на побегах I-IV порядков. На аборигенных растениях и интродуцентах с высокими адаптивными способностями наблюдается строгая очередность заполнения экологических ниш грибами пяти родов, *Camarosporium*, *Cytospora*, *Phoma*, *Diplodia*, *Phomopsis*, или узкоспециализированными видами, характерными для отдельных видов растений.

Мы предлагаем 15 важнейших признаков, которые составляют основу микологического эталона для древесных растений (табл. 16-1).

С помощью этих признаков можно проводить оценку единичных растений и определять состояние целых популяций. Методология оценки состояния растения по микологическим признакам заключается в следующем. Сначала проводится сбор микологического материала с исследуемого растения, которое должно быть угнетено или иметь сильные повреждения, то есть быть в состоянии, которое провоцирует появление микромицетов. На здоровых растениях шансы нахождения грибов минимальные. Сбор грибов нужно осуществлять как минимум два-три раза с одного и того же растения. Это необходимо для того, чтобы установить, какие стадии развития гриба на растении преобладают. Обычно сбор проводят в начале и в конце вегетационного периода. Удобными объектами для такой оценки являются грибы, приуроченные к вегетативным побегам. Однако нельзя ограничиваться какой-либо одной группой биотрофных грибов в качестве тест-объектов, необходимо собирать все виды, которые встречаются на растении, в том числе и сапротрофы. Как мы уже отмечали, у сапротрофных грибов также наблюдается достаточно высокая специализация по растениям-хозяевам.

Таблица 16-1. Микологическая норма для древесных растений

Специализированные грибы	Широко специализированные грибы
Обязательное нахождение на растении узкоспециализированных видов грибов в своих экологических нишах	На растении встречаются широко специализированные грибы
Распределение грибов на побегах I-IV типов ветвления в следующем порядке: <i>Phoma</i> , <i>Camptosporium</i> , <i>Diplodia</i> , <i>Phomopsis</i> , <i>Cladosporium</i> , эконии узкие	Широкие экологические ниши, часто одна на всем растении, заполненная одним видом гриба, смешение ниш.
Развитие перечисленных родов грибов в стадии анаморфы	Грибы на побегах представлены телеоморфами
Интенсивность развития специализированных грибов 2-3 балла.	Интенсивность развития грибов 3-5 баллов.
Наличие мучнисто-росяных грибов в стадии телеоморфы в своих экониях	Мучнисто-росяные грибы отмечаются в других экониях в стадии анаморфы.
Мучнистая роса отмечается на листьях плодах	Мучнистая роса отмечается на цветках, молодых побегах.
Наличие ржавчинных грибов	Отсутствуют ржавчинные грибы
Ржавчинные грибы на листьях.	Ржавчинные грибы на плодах, побегах.
Созревание до 100 % спор в плодовых телах грибов	Невызревание плодовых тел, их гибель на стадии формирования
Преобладают I-II варианты сукцессионных рядов грибов на побегах	Преобладают III-IV варианты сукцессионных рядов грибов на побегах
Стабильный состав специализированных грибов на всех особях в популяции	Смена доминантных грибов в экологических нишах
На растениях есть специализированные трутовые грибы	Отсутствие специализированных трутовых грибов на растениях
Нахождение многолетних трутовых грибов на растениях V класса возраста: однолетних - X-XV класса	Появление однолетних трутовых грибов на растениях III-V класса возраста.
В популяции насчитывается не более 3-5 % особей со специализированными трутовыми грибами	В популяции более 5 % особей со специализированными трутовыми грибами
Грибы родов <i>Armillaria</i> , <i>Flammulina</i> отсутствуют на растении.	Появление у комля растений грибов <i>Armillaria</i> , <i>Flammulina</i> , <i>Coprinus</i> .

При анализе микологического материала необходимо иметь точную информацию по следующим признакам грибов: точное название вида, стадия развития, интенсивность или количество плодовых тел на единицу площади, занимаемые грибами экологические ниши. При установлении границ экологических ниш грибов на побегах можно в качестве признака брать возраст или диаметр побега. Важным показателем является и интенсивность развития грибов: этот показатель

Возраст побегов	1	2				3		
15	■							
13	■							
11	■							
9	■							
7	■	■						
5	■	■	■			■		
3	■	■	■	■		■	■	
1	■	■	■	■	■	■	■	■

C. rosacea

C. obovatum

C. picea

C. abietis

Phoma

Sphaeria

Hendersonia

Monilia

Рис. 16-12. Порядок нормального распределения грибов (родов) на побегах древесных растений в зоне интродукции: 1 - грибы, определяющие относительно высокую биологическую устойчивость растения; 2 - среднюю; 3 - слабую.

в конечном итоге и определяет специализацию и приуроченность грибов к той или иной экологической нише.

Информация о стадиях развития грибов также имеет очень большое значение. По ней можно установить время гибели побега, границы экологических ниш, соответствие растения экологическим условиям и другое. При анализе необходимо отмечать соотношение анаморфы и телеоморфы на побегах, количество в строчках сформировавшихся сумок, сумок с вызревшими спорами. Для анаморфы следует отмечать наличие промежуточного спороношения, которое наблюдается в экстремальных для растения условиях.

После того, как закончен анализ собранного микологического материала, его сравнивают с таковым из естественного местообитания вида, если это интродуцент, или рассматривают соответствие нормальному распределению грибов в оптимуме, если это аборигенное растение. Нормой в оптимуме ареала будут следующие главные

признаки: обязательное наличие на растениях специализированных видов грибов, узкие, хорошо дифференцированные экологические ниши, интенсивность развития грибов не выше 2 баллов и соответствие доминантных грибов онтогенезу растения. Любое отклонение от этой нормы по одному или нескольким показателям будет свидетельствовать о том, что устойчивость растений к патогенным организмам снижается. В зоне интродукции "нормальное" распределение грибов будет выглядеть следующим образом (рис. 16-12). Составленный нами экспериментальным путем ряд грибов, определяющий степень биологической устойчивости растений, совпадает с систематическим рядом грибов Саккардо (*Saccardo, 1882, 1931*) группы митоспоровых грибов порядка *Sphaeropsidales* и отражает общую тенденцию в формировании грибов на побегах.

17. Оценка состояния растений по грибам

Грибы являются обязательной частью любого растения. Порядок расположения грибов это своеобразная грибная азбука. Зная видовой состав грибов и порядок их расположения, можно довольно точно установить важнейшие характеристики растения. Причем, те, которые невозможно или очень трудно получить путем сравнительного анализа анатомических, морфологических, физиологических функций растения. Предлагается новый способ изучения жизни растений с помощью симбиотрофно связанных с ними грибов.

В этом разделе мы покажем, как с помощью грибов можно "читать" состояние растения. Для этой цели мы ответим на 19 важнейших вопросов, которые наиболее часто задают микологам их коллеги дендрологи и все, кто пытается понять и определить роль и место грибов в жизни растений. Каждый из рассматриваемых вопросов в настоящее время является дискуссионным и неоднозначно трактуется в микологической науке. Поэтому мы сочли целесообразным их выделить в самостоятельные подразделы, а сам раздел построить в виде вопросов и ответов.

17.1 Сколько видов грибов можно найти на древесных растениях?

Древесные растения имеют свой специфический состав грибов и этим существенно отличаются от травянистых, водных и других групп растений. Зная, что объектом исследования являются древесные растения, можно прогнозировать нахождение тех или иных групп грибов и определять их количественные параметры. Соотношение доминантных таксономических групп грибов на древесных растениях следующее:

Грибов подотделов:	Митоспоровые грибы	60-70 %
	Ascomycotina	20-30 %
	Basidiomycotina	10-20 %
Грибов подклассов:	Coelomycetes	90 %
	Pyrenomycetes	50 %
	Hymenomycetes	70 %
Грибов порядков:	Sphaeropsidales	50 %
	Sphaeriales	25 %
	Aphyllphorales	50 %
Грибов семейств:	Sphaeropsidaceae	40 %
	Cucurbitariaceae	15 %
	Polyporaceae	30 %

Это сводные данные, полученные при анализе микобиоты 700 видов древесных растений, естественно произрастающих и

интродуцированных в Крым. Для других регионов соотношение доминантных групп грибов может быть несколько иным в количественном плане, но будет мало отклоняться от предлагаемых нами величин.

Если прогнозировать нахождение грибов по органам древесных растений, соотношение грибов будет выглядеть следующим образом: на побегах 68 %, на листьях 20 %, на стволах 10 %, на плодах 1 %, на цветках 0,5 %, на корнях 0,5 %.

17.2 Какие виды грибов можно найти на древесных растениях?

Однократное и даже многократное микологическое обследование одного и того же растения не дает нам представления о полном видовом составе грибов. Для древесного растения необходимы многие годы наблюдений, чтобы составить такую картину. Неполные знания влекут за собой и неправильные выводы, что нам часто приходится наблюдать.

Предлагаемая "Система грибов древесных растений" позволяет прогнозировать нахождение грибов на изучаемых растениях с высокой точностью. Для этого необходимо пользоваться "Адаптационными рядами грибов". Достаточно знать доминантный вид или род гриба, чтобы установить всю последующую цепочку биотрофных и ксилотрофных грибов. Например, в кроне древесных растений доминантными будут виды грибов, приуроченные к побегам I порядка.

Если на изучаемом растении в соответствующей экологической нише выявлен гриб *Cladosporium leucosperma*, который в адаптационном ряду соответствует 40 уровню, то можно смело прогнозировать на этом виде растения все биотрофные грибы, расположенные ниже этого уровня, то есть с 40 по 1. Вероятность нахождения грибов, находящихся выше 40 уровня адаптации, практически отсутствует. В отдельные аномальные годы возможно появление на растении грибов 41-42 уровней адаптации, но не выше.

Другой пример. Доминантным является специализированный к виду растения гриб рода *Samarosporium*. В адаптационном ряду он занимает 22 уровень. На растении этого вида, произрастающего в конкретной ботанико-географической зоне, можно прогнозировать нахождение менее 7 видов биотрофных грибов, то есть видов, соответствующих 22-1 уровням адаптации. Нахождение грибов выше 22 уровня адаптации можно исключить.

Точный прогноз нахождения грибов по другим главным экологическим нишам на древесных растениях, мы пока дать не можем, так как не составлены еще детальные адаптационные ряды, как для побегов. Здесь можно прогнозировать нахождение только групп грибов с точностью до семейства или порядка.

17.3 Как отличить патогенный гриб от сапротрофного?

Все виды грибов на древесных растениях разделяются на основные экологические группы

Биотрофы, или патогены, это грибы, которые могут вызвать необратимые нарушения изменения физиологических функций у растущих растений.

Сапротрофы, это грибы, разрушающие мертвые ткани растений, древесину, и развитие которых не изменяет физиологических функций растения

Факультативные сапротрофы - ксилотрофные или сапротрофные грибы, которые при определенных условиях и состоянии растения могут вызвать патологические изменения в живых тканях. Эта группа грибов занимает промежуточное положение между облигатными патогенами и облигатными сапротрофами

Отличить патогенные грибы от сапротрофов можно по целому ряду признаков. Эти признаки могут касаться как морфологических, экологических, физиологических особенностей развития грибов, так и их таксономического или систематического положения. Они составлены на основе личных наблюдений автора, а также с использованием результатов опытов наших коллег (табл. 17-1).

Таблица 17-1. Определение экологических групп грибов на древесных растениях

Биотрофы	Сапротрофы
Морфозкологические признаки	
Грибы на растущих растениях.	Грибы на мертвой древесине.
Грибы выявлены не только что отмерших частях растения.	Грибы на давно отмерших органах и частях растений.
Микромицеты выявлены на коре	Микромицеты выявлены на древесине.
Грибы в стадии анаморфы.	Грибы в стадии телеоморфы.
Плодовые тела грибов расположены в перидерме	Плодовые тела грибов на поверхности коры или на древесине.
Плодовые тела грибов формируются через 3-6 месяцев после гибели растения.	Плодовые тела грибов формируются через 10-20 месяцев после гибели растения.
Грибы, которые появляются на растениях в течение их жизни	Грибы, которые появляются на растениях через 1-2 года после отмирания
Грибы, приуроченные к заболонной части древесины.	Грибы, приуроченные к центральной части древесины.
В кроне растения грибы на побегах I-	В кроне грибы на скелетных

Биотрофы	Сапротрофы
IV порядков, а также на поросли	ветках и стволах
Грибы, вызывающие различную патологию растущих органов.	Грибы на растущих органах не вызывают никаких изменений.
Грибы, которые появляются на 1-2 стадиях сукцессии в I варианте сукцессионного ряда, на 2 стадии во II варианте (поб. и)	Грибы, появляющиеся на 3-4 стадиях в I варианте, а на 2, 3, 4 стадиях во II варианте, на 1-4 стадиях в III и IV вариантах.
При инокуляции на здоровом растении патогенный гриб не погибает, а вызывает местное отмирание ткани.	При инокуляции гриб не вызывает отмирание живой ткани растения.
Таксономические признаки	
<i>Ascomycotina</i>	<i>Ascomycotina</i>
Грибы порядков	
Taphrinales	Pseudosphaeriales
Plectascales	Hysteriales
Erysiphales	Microthyriales
Pseudosphaeriales (сем Cucurbitariaceae)	Hypocreales
Hysteriales (под Hysterographium)	Coronophorales
Hypocreales (сем Polystigmataceae)	Sphaeriales
Diaporthales	Xylariales
Helotiales (сем Phacidiaceae)	Perizales
(сем. Patellariaceae)	Helotiales
<i>Basidiomycotina</i>	<i>Basidiomycotina</i>
Uredinales	Auriculariales
Ustilaginales	Tremellales
Exobasidiales	Tricholomatales
	Agaricales
	Sclerodermatales
	Nidulariales
	Aphyllaphorales
<i>Митоспоровые грибы</i>	<i>Митоспоровые грибы</i>
Moniliales (сем. Moniliaceae)	Moniliales
Melanconiales	
Sphacropsidales	
Excipulales	

Экологические и таксономические признаки разделения грибов на патогены и сапротрофы составлены на основе анализа микобиоты более 1000 видов древесных растений. Мы не исключаем, что в эту таблицу могут быть включены некоторые новые признаки.

17.4 Как определить вид гриба в экологической нише на ранней стадии его развития?

При сборе микологического материала мы часто находим грибы в начальной фазе развития. В этом случае по морфологическим признакам очень трудно определить не только вид, но и род гриба. Такая картина часто наблюдается на побегах древесных растений. Чтобы решить эту проблему, необходимо знать вид гриба из соседней экологической ниши. С помощью адаптационного ряда грибов точно определяется его адаптационный уровень. Так как система грибов древесных растений является единой для всех видов, то и порядок расположения грибов в адаптационных рядах будет неизменным. Таким образом, неизвестный гриб будет соответствовать следующему, более высокому уровню адаптации. Например, гриб "соседней экониши" соответствует уровню 25. В этом случае неизвестный гриб будет соответствовать адаптационному уровню 26.

17.5 Как определить исторический ареал вида растения?

Некоторые виды древесных растений имеют разорванный ареал и встречаются на разных континентах. Например, *Juniperus excelsa*, реликт третичного периода, встречается в Северной Америке, Африке, Европе, Крыму, Средней Азии. Перечисленные регионы и континенты в настоящее время отнесены к разным флористическим областям земли, однако в третичную эпоху это был единый континент с однородной растительностью. В результате дрейфа континентов произошел разрыв единого ареала растений. На разных континентах возникли новые виды и формы, особенно у лиственных растений. У хвойных же эволюционные процессы протекают не так быстро, и многие виды сохранили свой генетический потенциал даже после разрыва естественного ареала. Так на *Juniperus excelsa* в перечисленных местообитаниях выявлены одни и те же виды специализированных грибов. Это свидетельствует о существовании в прошлом единого неразрывного ареала растения. Соединение современных местонахождений растения с единым составом высокоспециализированных грибов будет соответствовать историческому ареалу вида.

17.6 Как с помощью грибов определить зоны ареала растений?

Зоны ареала растения можно установить с помощью доминантных грибов, выявленных в главных экологических нишах. Напоминаем, что доминантными грибами, например, в кроне древесного растения будут виды, формирующиеся на побегах I-II порядков. Нахождение в этих нишах грибов в стадии анаморфы и специализированных к виду растения будет свидетельствовать о том, что растение находится в зоне оптимума

своего ареала. Если мы находим гриб *Cytospora leucosperma*, это говорит о том, что растение находится уже в зоне интродукции.

Для установления зон ареала растений используют вертикальные адаптационные ряды грибов. Уровни адаптации, которые мы обозначили цифрами, как раз и будут указывать на то, к какой зоне ареала необходимо отнести растение (табл. 17-2).

Таблица 17-2. Установление зон ареала растений с помощью грибов (по уровням адаптации).

Экологические показатели	Зоны ареала			
	оптимума	адаптации	интродукции	дискомфорта
<i>Биотрофы</i>				
Побеги	50-49	48	47-29	28-1
Плоды	22	21	20-3	2-1
Цветки	12	11	10-3	2-1
Листья	44-42	41-39	38-12	11-1
<i>Ксилотрофы</i>				
Побеги	42-41	40-39	38-15	14-1
Стволы	42-41	40-39	38-9	8-1
Корни	33-30	29-28	27-16	15-1

Адаптационные ряды можно одинаково успешно использовать для всех растений. Необходимо лишь учесть, что уровень "викарные виды в стадии телеоморфы" в зоне интродукции относится исключительно к хвойным растениям.

17.7 Как определить степень адаптивности растения?

Проблема оценки адаптивности и ви жизнненности может быть решена с помощью грибов, приуроченных к древесным растениям. Симбиотрофные грибы, являясь неотъемлемой частью самого растения, служат надежными показателями для оценки жизнненности или адаптивности древесных растений. Суть микологического метода оценки жизнненности заключена в природе симбиотрофных грибов. Само появление грибов на растениях связано прежде всего с нарушением гомеостаза организменных структур на клеточном уровне. Такие нарушения вызываются влиянием критических факторов любой природы, чаще всего абиотических, которые вызывают в организме в целом или у отдельных его частей необратимые физиологические изменения, то есть когда происходит их отмирание. Степень влияния негативных факторов проявляется в образовании на поверхности таких органов растений симбиотрофных грибов, эволюционно приуроченных к

конкретной экологической нише. То есть, грибы фенотипически выражают реакцию растения на действие критических значений абиотических и биотических факторов.

При перенесении растения из зоны оптимума ареала в зону интродукции и далее в зону дискомфорта в каждой экологической нише происходит смена видового состава симбиотрофных грибов. Если фиксировать появление каждого вида гриба в конкретной экологической нише от зоны оптимума ареала до зоны дискомфорта, то можно построить ряд последовательно сменяющихся симбиотрофных грибов. На побегах древесных растений такой ряд будет состоять из 50 видов грибов.

Каждый вид или род гриба определяет границы распространения определенного вида растения, выражает его реакцию на действие абиотических факторов. Снижение адаптивных свойств растения или его органов влечет за собой качественные и количественные изменения симбиотрофных грибов в экологической нише. Видовой состав грибов изменяется в сторону от высокой специализации до полифагии, от пикнидиальных и сумчатых грибов до гифальных, от биотрофных видов до сапротрофов. Узкоспециализированный к виду растения биотрофный гриб будет определять высший уровень адаптации растения. А появление в ряду биотрофных грибов первого сапротрофного вида укажет на самый низкий, первый уровень.

Закономерности смены видового и родового состава грибов в экологических нишах и порядок их расположения в адаптационном ряду являются одинаковыми и общими для всех растений, что дает нам право считать предлагаемую методику универсальной для всех древесных растений.

Большое значение для точной оценки имеет место отбора микологических образцов. Отбор необходимо производить только на побегах I порядка по следующей причине. Во-первых, они являются пограничной зоной распространения биотрофных грибов, приуроченных к кроне растения. А только по видовому составу биотрофных грибов и производится оценка жизнеспособности древесных растений. На побегах старше 15-18 лет индикаторными видами являются уже ксилотрофные сапрофитные грибы, которые не используются для оценки. Во-вторых, благодаря особенностям морфологической структуры побеги I порядка подвержены влиянию только существенных климатических факторов, имеющих глобальный характер и отражающих особенности того или иного района. На побеги же III-IV порядков могут оказать отрицательное влияние даже сезонные климатические аномалии, поэтому появившиеся на них грибы будут отражать не максимальную, многолетнюю адаптацию, а лишь сезонную.

Отбор микологических образцов необходимо проводить с верхней стороны побега, так как вызревание симбиотрофного гриба на разных сторонах побега происходит неравномерно. Лучше всего оно протекает

на верхней стороне. Время отбора микологических образцов не играет никакой роли, так как развитие некротрофных грибов на древесных растениях происходит на протяжении всего года по мере отмирания и высыхания побега.

При отсутствии биотрофных грибов на побегах I порядка для оценки жизненности древесных растений в исключительных случаях можно использовать грибы на побегах II порядка. В этом случае ошибка в определении уровней жизненности будет составлять, как минимум, шесть пунктов. Естественно, что грибы на побегах III, IV порядков, а также на поросли не могут быть использованы для оценки жизненности по этой же причине. Для получения достоверных результатов достаточно просмотреть 5-10 микологических образцов, собранных в кроне одного растения или на разных особях одного вида.

Последовательность расположения биотрофных грибов в адаптационном ряду на побегах древесных растений и определяемые ими уровни жизненности представлены в *таблице 17-3*.

Таблица 17-3. Адаптационный ряд биотрофных грибов на побегах древесных растений для определения уровней жизненности

Ряд биотрофных грибов	Уровни жизненности
Зона оптимума	
Специализированный грибок к виду растения: аноморфа	50
телеоморфа	49
Зона адаптации	
Специализированный висарный вид: аноморфа	48
Зона интродукции	
Специализированный висарный вид: телеоморфа	47
Специализированные грибы порядка Melanconiales:	
аноморфа (1), к роду растения	46
телеоморфа (1), к роду растения	45
аноморфа (2), к семейству растений	44
телеоморфа (2), к семейству растений	43
аноморфа (3), полифаг	42

Ряд биотрофных грибов	Уровни жизненности
телеоморфа (3), полифаг	41
Специализированные грибы порядка Sphaeropsidales:	
<i>Cytospora</i> (1)	40
типа <i>Valsa</i> (1)	39
<i>Cytospora</i> (2)	38
типа <i>Valsa</i> (2)	37
<i>Cytospora</i> (3)	36
типа <i>Valsa</i> (3)	35
<i>Sphaeropsis</i> (1)	34
типа <i>Botryosphaeria</i> (1)	33
<i>Sphaeropsis</i> (2)	32
типа <i>Botryosphaeria</i> (2)	31
<i>Sphaeropsis</i> (3)	30
типа <i>Botryosphaeria</i> (3)	29
Зона дискомфорта	
<i>Diplodia</i> (1)	28
типа <i>Onthia</i> (1)	27
<i>Diplodia</i> (2)	26
типа <i>Onthia</i> (2)	25
<i>Diplodia</i> (3)	24
типа <i>Onthia</i> (3)	23
<i>Camarosporium</i> (1)	22
типа <i>Cucurbitaria</i> (1)	21
<i>Camarosporium</i> (2)	20
типа <i>Cucurbitaria</i> (2)	19
<i>Camarosporium</i> (3)	18
типа <i>Cucurbitaria</i> (3)	17
<i>Hendersonia</i> (1)	16
типа <i>Ascospora</i> (1)	15
<i>Hendersonia</i> (2)	14
типа <i>Ascospora</i> (2)	13
<i>Hendersonia</i> (3)	12

Ряд биотрофных грибов	Уровни жизненности
типа <i>Ascospora</i> (3)	11
<i>Phomopsis</i> (1)	10
типа <i>Diaporthe</i> (1)	9
<i>Phomopsis</i> (2)	8
типа <i>Diaporthe</i> (2)	7
<i>Phomopsis</i> (3)	6
типа <i>Diaporthe</i> (3)	5
<i>Phoma</i>	4
типа <i>Linospora</i>	3
Специализированные грибы порядка Moniliales:	
биотрофы, типа <i>Fusicladium</i>	2
сапротрофы, типа <i>Tubercularia</i>	1

Видовое разнообразие грибов, используемых для оценки жизненности древесных растений по зонам их ареала, будет разным. В зоне оптимума на растениях можно выявить все 50 видов грибов, приуроченных к побегам древесных растений, при доминировании узкоспециализированных к виду растения грибов. В зоне адаптации их будет 48 видов, здесь исключены узкоспециализированные виды в стадии анаморфы и телеоморфы. В зоне интродукции можно выявить только 47 видов грибов. Здесь также будут отсутствовать узкоспециализированные и викарные к ним виды в стадии анаморфы. В зоне дискомфорта культивируемого ареала древесного интродукта, количество биотрофных видов грибов составляет только 28. Грибы, расположенные выше этого уровня в адаптационном ряду, не встречаются в этой зоне.

Номера уровней жизненности составлены в такой последовательности, когда более высокому уровню соответствует и больший порядковый номер. В данном случае, номер 50 будет определять высший уровень, а 1 – самый низкий.

Приводим характеристику уровней жизненности древесных растений.

Уровень 50. Высший уровень. Характеризуется наличием в экологической нише узкоспециализированного к определенному виду растения биотрофного гриба в стадии анаморфы. Распространение такого гриба ограничено зоной оптимума ареала растения-хозяина. Анаморфа как стадия активного развития гриба при отсутствии критических значений абиотических факторов всегда предшествует телеоморфе.

Уровень 49. Телеоморфа узкоспециализированного к данному виду растения биотрофного гриба. Встречается только в зоне оптимума ареала растения, то есть в центре происхождения вида.

Уровень 48. Викарный специализированный к виду растения биотрофный гриб в стадии анаморфы. Гриб указывает на зону адаптации древесного растения, которая вместе с зоной оптимума определяет границу естественного ареала. Викарный гриб встречается на границе зоны естественного произрастания растений. Все три перечисленных высших уровня жизненности характерны только для аборигенных растений.

Уровень 47. Викарный специализированный к виду растения биотрофный гриб в стадии телеоморфы. Он характерен для древесных растений искусственного происхождения и находящихся на границе зон естественного ареала и интродукции. Главным отличием этого уровня и всех последующих 46 уровней является то, что они характерны для растений в культигенном ареале.

Уровень 46. Специализированный к роду растения биотрофный гриб в стадии анаморфы из порядка *Melanconiales* группы митоспоровых грибов. Это могут быть грибы типа *Pestalotia*, *Melanconium*, *Coryneum*. Известно, что на одном растении всегда есть виды грибов, принадлежащие к одному роду, но имеющие разную специализацию. В зависимости от степени адаптивности организма имеются виды, специализированные к роду растения, к семейству и полифаги. Грибы с узкой специализацией определяют и более высокую степень адаптивности растения и его органов, полифаги в этом ряду занимают низкую ступень. Эта закономерность характерна для всех родов грибов, находящихся в стадии как анаморфы, так и телеоморфы, и имеет большое значение при установлении уровней жизненности растений. Уровни от 47 до 23 определяют зону интродукции культигенного ареала.

Уровень 45. Определяется телеоморфой специализированного к роду растения биотрофного гриба порядка *Melanconiales*. Это могут быть грибы типа *Melanconium*, *Gloeosporium*.

Уровень 44. Специализированный к семейству растений биотрофный гриб в стадии анаморфы из порядка *Melanconiales*.

Уровень 43. Определяется телеоморфой специализированного к семейству растений биотрофного гриба, анаморфой которого является гриб из порядка *Melanconiales*.

Уровень 42. Биотрофный гриб полифаг из семейства *Melanconiaceae*, вид с широким кругом питающих растений.

Уровень 41. Определяется телеоморфой биотрофного гриба полифага, анаморфой которого является вид из семейства *Melanconiaceae*.

Уровень 40. Специализированный к роду растения биотрофный гриб из рода *Cytospora* (1) порядка *Sphaeropsidales* группы митоспоровых грибов. Из семи основных родов грибов, приуроченных к

кроме древесных растений в зоне культивируемого ареала, грибы рода *Cytospora* определяют самую высокую степень адаптивности побегов. В цепи биотрофных грибов они являются конечным их звеном, определяя пространственное положение грибов этого рода на побегах I порядка. Скелетные ветки уже служат экологической нишей для развития ксилотрофных грибов. Так как побеги I порядка по своей сути являются усложненным вариантом развития однолетних побегов на протяжении определенного периода времени (10-15 лет), то они также являются носителями информации обо всех симбиотрофных грибах для каждого из периодов развития побегов. Вот почему только на побегах I порядка можно выявить все рода и виды биотрофных грибов, приуроченных к кроне древесного растения. По мере снижения адаптивности растения и его органов в этой экологической нише происходит и смена биотрофных видов грибов: от видов, определяющих высокий уровень адаптации, до видов, характеризующих низкий ее уровень.

Уровень 39. Определяется телеоморфой специализированного к роду растения гриба, анаморфой которого является род *Cytospora*. Телеоморфой могут быть виды из родов типа *Valsa Leucostoma*

Уровень 38. Специализированный к семейству растений биотрофный гриб из рода *Cytospora* (2). Например, для растений семейства *Rosaceae* это будет *Cytospora schulzeri*.

Уровень 37. Определяется телеоморфой специализированного к семейству растений гриба, анаморфой которого является род *Cytospora* (2)

Уровень 36. Этот уровень жизненности определяет биотрофный гриб полифаг из рода *Cytospora* (3). Без сомнения, этим видом является *Cytospora leucosperma*, в Крыму он выявлен на каждом втором интродуцированном растении. Из всех групп грибов, приуроченных к кроне древесных растений и используемых нами в качестве индикаторов жизненности, наиболее разработанным в систематическом, морфологическом плане и наиболее точным в оценках является род *Cytospora*. Для остальных родов грибов остается еще большой сложностью определение их уровней специализации по родам и семействам растений.

Уровень 35. Определяется телеоморфой биотрофного гриба полифага типа *Valsa, Leucostoma*, анаморфой которого является гриб *Cytospora leucosperma*. Вероятно, этим видом является гриб *Valsa ambiens*

Уровень 34. Специализированный к роду растения биотрофный гриб из рода *Sphaeropsis* (1) порядка *Sphaeropsidales* группы митоспоровых грибов

Уровень 33. Определяется телеоморфой биотрофного гриба, специализированного к роду растения, анаморфой которого является вид из рода *Sphaeropsis* (1)

Уровень 32. Специализированный к семейству растений биотрофный гриб из рода *Sphaeropsis* (2). Например, для растений семейства Rosaceae таким видом может быть *Sphaeropsis demersa*.

Уровень 31. Определяется телеоморфой биотрофного гриба, специализированного к семейству растений. Анаморфой такого вида является гриб из рода *Sphaeropsis* (2), специализированный к семействам растений.

Уровень 30. Биотрофный гриб полифаг из рода *Sphaeropsis* (3).

Уровень 29. Определяется телеоморфой биотрофного гриба полифага, анаморфой которого является гриб полифаг из рода *Sphaeropsis* (3).

Уровень 28. Специализированный к роду растения гриб из рода *Diplodia* (1), порядка Sphaeropsidales. Природной экологической нишей грибов этого рода являются побеги III порядка. Грибы рода *Diplodia* указывают на то, что растение находится в зоне дискомфорта культивируемого арсала.

Уровень 27. Определяется телеоморфой специализированного к роду растений биотрофного гриба типа *Oothia* (1).

Уровень 26. Специализированный к семейству растений биотрофный гриб из рода *Diplodia* (2). Идентификация грибов этого рода и определение их специализации по родам и семействам растений не представляет трудностей, так как система рода построена по принципу специализации грибов к растениям-хозяевам.

Уровень 25. Определяется телеоморфой специализированного к семейству растений биотрофного гриба типа *Oothia* (2).

Уровень 24. Биотрофный гриб полифаг из рода *Diplodia* (3). Установление вида, имеющего широкий круг питающих растений, связано с определенными трудностями.

Уровень 23. Определяется телеоморфой биотрофного гриба полифага типа *Oothia* (3).

Уровень 22. Специализированный к роду растения биотрофный гриб из рода *Camarosporium* (1), порядка Sphaeropsidales. Природной экологической нишей грибов этого рода являются побеги IV порядка, однако при снижении адаптивности растения они могут встречаться и на побегах I порядка. Например, в Крыму на *Laburnum anagyroides* по всей кроне распространен гриб *Camarosporium laburni*.

Уровень 21. Определяется телеоморфой биотрофного гриба, специализированного к роду растений. Такими грибами являются представители рода *Cucurbitaria* (1).

Уровень 20. Специализированный к семейству растений биотрофный гриб из рода *Camarosporium* (2). Идентификация грибов этого рода построена преимущественно на специализации по растениям-хозяевам, поэтому при определении видов, специализированных по семействам растений, есть определенные трудности.

Уровень 19. Определяется телеоморфой биотрофного гриба типа *Cucurbitaria* (2), специализированного по семействам растений.

Уровень 18. Биотрофный гриб полифаг из рода *Camarosporium* (3).

Уровень 17. Определяется телеоморфой биотрофного гриба полифага типа *Cucurbitaria* (3).

Уровень 16. Специализированный к роду растений биотрофный гриб из рода *Hendersonia* (1), порядка Sphaeropsidales. В природных условиях грибы этого рода приурочены к однолетним побегам древесных растений.

Уровень 15. Определяется телеоморфой биотрофного гриба, специализированного к роду растений, у которого анаморфой являются представители рода *Hendersonia* (1).

Уровень 14. Специализированный к семейству растений биотрофный гриб из рода *Hendersonia* (2).

Уровень 13. Определяется телеоморфой специализированного к семейству растений биотрофного гриба, анаморфой которого являются виды из рода *Hendersonia* (2).

Уровень 12. Биотрофный гриб полифаг из рода *Hendersonia* (3). В идентификации грибов этого рода существуют те же сложности, что и для других видов этого рода.

Уровень 11. Определяется телеоморфой биотрофного гриба полифага, анаморфой которого являются виды из рода *Hendersonia* (3).

Уровень 10. Специализированный к роду растений биотрофный гриб рода *Phomopsis* (1) порядка Sphaeropsidales. Для грибов этого рода очень важным является определение типа спороношения, которое играет важную роль при установлении подуровней.

Уровень 9. Определяется телеоморфой специализированного к роду растений биотрофного гриба, анаморфой которого является *Phomopsis* (1). Этим видом может быть представитель рода *Diaporthe* (1).

Уровень 8. Специализированный к семейству растений биотрофный гриб из рода *Phomopsis* (2).

Уровень 7. Определяется телеоморфой биотрофного гриба типа *Diaporthe* (2), специализированного к семейству растений.

Уровень 6. Биотрофный гриб полифаг из рода *Phomopsis* (3)

Уровень 5. Определяется телеоморфой биотрофного гриба типа *Diaporthe* (3).

Уровень 4. Биотрофные грибы из рода *Phoma* порядка Sphaeropsidales. Природной экологической нишей для них являются скелетические и элементарные побеги. Грибы этого рода очень трудны в определении, что не дает возможности точно установить их уровень специализации. Во избежание ошибок при выделении уровней жизнеспособности рекомендуется только их констатация в контрольной экологической нише.

Уровень 3. Определяется телеоморфой биотрофного гриба, анаморфой которого являются представители рода *Phoma*.

Уровень 2. Определяется одним из биотрофных видов порядка *Moniliales*. К таким грибам относятся виды типа *Fusicladium*.

Уровень 1. Самый низкий уровень жизненности древесного растения. Определяется нахождением в контрольной экологической нише сапротрофных видов грибов порядка *Moniliales*. К таким видам могут быть отнесены грибы *Tubercularia vulgaris*, *Fusarium lateritium* и другие. Появление сапротрофных грибов в адаптационном ряду биотрофных видов свидетельствует о том, что под воздействием внешних факторов естественная защита организма в виде ряда биотрофных грибов уничтожена полностью, и растение в данных условиях не может существовать.

Рассматриваемый нами 50-уровневый адаптационный ряд биотрофных грибов применим прежде всего для древесных пород как типа жизненной формы. Для древесных растений других жизненных форм он будет несколько отличаться.

Для кустарниковых пород, имеющих в роду жизненную форму типа древесной породы или же переходные формы к древесной породе, необходимо использовать для оценки жизненности адаптационный ряд биотрофных грибов, составленный для древесной породы.

Для типичных кустарников из предлагаемого адаптационного ряда исключается род *Cytospora* и его телеоморфа. Соответственно этому, с уровня 34 изменяется нумерация высших уровней, а общее число уровней жизненности для кустарников будет составлять 44.

Для полукустарников из адаптационного ряда исключаются рода *Cytospora* и *Sphaeropsis* с их телеоморфами. С уровня 29 изменяется нумерация высших уровней жизненности, а общее число их для этой группы растений составит 38.

Для кустарничков, кактусовидных растений, бамбуков при оценке исключаются рода *Cytospora*, *Sphaeropsis*, *Diplodia*, *Camarosporium* с их телеоморфами. С уровня 17 изменяется нумерация высших уровней жизненности, и общее их число составит 26.

Таким образом, в группе грибов порядка *Sphaeropsidales*, используемых для оценки жизненности древесных растений, высший уровень будут определять такие рода грибов: у древесных пород - *Cytospora*, у кустарников - *Sphaeropsis*, у полукустарников - *Diplodia*, у кустарничков, кактусов - *Hendersonia*.

Порядок расположения родов грибов в адаптационном ряду обычно одинаков для каждой жизненной формы. Однако, в отдельных видах растений наблюдается выпадение некоторых индикаторных родов и замена их викарными или близкими в систематическом отношении родами. Закономерности смены родов следующие.

Для рода *Cytospora* не выявлены такие рода грибов.

Для рода *Sphaeropsis* - *Haplosporella*, *Coniothyrium*.

Для рода *Diplodia* *Microdiplodia* *Diplodina*, *Botryodiplodia*, *Paradiplodia*, *Diplodiella*.

Для рода *Hendersonia* *Hendersoniella*, *Cryptostictis*, *Prosthecnium*.

Для рода *Phoma* - *Sclerophoma* *Dendrophoma* *Dothiorella*.

Для рода *Camarosporium* *Dichomera*.

Для рода *Phomopsis* *Rhabdospora*.

То есть, нахождение в контрольной экологической нише грибов, например, из рода *Microdiplodia* будет означать, что они соответствуют уровню рода *Diplodia* в адаптационном ряду, и растение имеет соответствующий уровень жизнестойкости.

Смена одного уровня жизнестойкости другим у растений в одном экотопе связана с очень сильным влиянием каких-либо внешних факторов. Она может произойти, например, при внезапном радиационном облучении растений, при аномальной инсоляции, под действием критических высоких и низких температур, от избыточной влажности и т.д. Однако, чаще всего смена одного уровня другим происходит постепенно и имеет много переходных форм. Если для смены одного жизненного уровня другим (одного вида гриба другим) необходима амплитуда температур в зоне произрастания растения 40-50°C, то для смены жизненных форм развития грибов достаточно всего нескольких градусов, около 3-5°C. У симбиотрофных грибов жизненными формами являются стадии их развития. В зависимости от условий произрастания растения-хозяина симбиотрофный гриб может прекратить свое развитие на любой стадии в промежутке от начала формирования плодовых тел до полного вызревания спор. Без особого труда у грибов, приуроченных к побегам древесных растений, можно выделить 16 стадий или фаз развития (см. табл. 15-1).

Стадии развития грибов можно рассматривать в качестве самостоятельных уровней жизнестойкости древесных растений. Особенно это необходимо для растений, представленных множеством сортов, например, для плодовых роз, которые различаются только по стадиям развития симбиотрофных грибов. Перевод подуровней в самостоятельные уровни увеличивает общее количество уровней жизнестойкости древесного растения до 500-800. Однако, несмотря на большой соблазн использовать это огромное количество уровней в практической работе при высокой точности предлагаемого метода мы считаем рациональным все же отделить уровни от подуровней. Для оценки декоративных и лесных древесных растений достаточно 50 уровней жизнестойкости. При оценке сортовых растений рекомендуем пользоваться переводным коэффициентом, представляющим собой произведение основного уровня и выделенного подуровня. Такой подход позволяет очень легко разделить сорта по степени их жизнестойкости.

17.8 Как определить продолжительность жизни древесных растений?

В зависимости от возраста на древесных растениях доминантными становятся те или иные виды (группы) грибов. Есть грибы молодых растений, есть грибы, которые встречаются на растениях среднего возраста, есть грибы, характерные для старых (спелых и перестойных) деревьев. Индикаторами старых растений являются трутовые грибы, приуроченные к стволам и корням. Они обычно появляются на древесных растениях за 10-20 лет до полного их отмирания.

У древесных растений необходимо различать возраст естественной старости и искусственной или вынужденной. Признаком естественной старости древесных растений является нахождение на стволах специализированных к виду или роду растения многолетних трутовых грибов, а на корнях однолетних. Например, на *Pinus pallasiana* это грибы *Phellinus pin* и *Phaeolus schweinitzi*, на *Juniperus excelsa* *Pyrofomes demidoffii*, на *Populus tremula* *Phellinus tremulae* и т.д. Эти грибы формируются на растениях при оптимальных условиях их существования.

Признаком наступления преждевременной старости у древесных растений являются однолетние трутовики-полифаги на стволах и многолетние на корнях. Появление на стволах лиственных пород грибов *Inonotus hispidus*, *Polyporus squamosus*, а на корнях *Ganoderma applanatum*, *Phellinus torulosus* будет свидетельствовать о наступлении ранней старости у растений.

Зная предельный возраст растения и виды грибов, которые соответствуют тому или иному периоду, можно составить шкалу долголетия древесных растений по трутовым грибам.

17.9 Как установить степень родства растений с помощью грибов?

В ботанике существует способ определения таксономического положения растений и степени их родства с помощью грибов. На практике он не получил широкого распространения по той причине, что им могут пользоваться только микологи. Каждый вид растения в природе имеет свой, строго определенный состав грибов. В зоне оптимума естественного ареала сходство грибов у особей одного вида растения достигает 100 %. Аналогичное сходство наблюдается по родам, семействам и порядкам грибов. В зоне адаптации один специализированный вид гриба уже распространен на многих видах растений не только одного рода, но и семейства. Например, гриб *Cenangium abietis* встречается в Крыму на всех видах рода *Pinus*, произрастающих в естественном ареале, гриб *Hysteroglyphium fraxini* почти на всех растениях семейства *Oleaceae* и т.д. Единый видовой состав грибов на растениях одного рода или семейства может

наблюдаться по всем экологическим нишам. Это относится к видам как первой группы специализированных грибов, так и второй.

В зоне интродукции сходство видового состава грибов наблюдаются на уровне семейств и порядков растений. Установление принадлежности грибов к тому или иному роду растения здесь сопряжено с большими трудностями.

В зоне дискомфорта сходные виды грибов можно выявить только на уровне порядков растений (табл. 17-4).

Таблица 17-4. Вероятность нахождения сходных видов грибов на древесных растениях

Таксономическая группа растений	Зона ареала			
	оптимума	адаптации	интродукции	дискомфорта
Вид				
Род				
Семейство				
Порядок				

У некоторых интродуцентов в новых условиях могут встречаться грибы, которые не являются характерными ни для вида, ни для рода, ни для семейства растения. Например, в Крыму на всех североамериканских видах *Catalpa* обнаружен гриб *Hysteroglyphium fraxini*, приуроченный к растениям семейства Oleaceae. Нахождение его на растениях семейства Bignoniaceae можно рассматривать как свидетельство их филогенетического родства. Поэтому при построении филогенетических систем необходимо учитывать эти факты и располагать эти семейства растений рядом.

17.10 Как определить срок гибели растения?

Срок гибели растения можно установить с помощью грибов, приуроченных к побегам или кроне. Если в экологических нишах наблюдается развитие биотрофных грибов из родов *Phoma*, *Samarosporium*, *Diplodia*, *Phomopsis*, *Cytospora* в стадии анаморфы, значит гибель растения и, в частности, побега наступила в период покоя, то есть зимой. Нахождение только телеоморфы в экологических нишах говорит об отмирании побегов в период вегетации, то есть летом. О летнем отмирании говорят и факты полного или частичного невызревания плодовых тел биотрофных грибов в экологических нишах, а также пионерное появление ксилотрофных микромицетов в эконишах биотрофных грибов.

Точное время отмирания можно установить по срокам появления первых биотрофных грибов из родов *Diplodia*, *Samarosporium* (табл. 17-5).

Таблица 17-5. Сроки появления биотрофных грибов при отмирании побегов (месяцев)

Тип жизненной формы	Появление первых грибов при отмирании побегов	
	зимой	летом
Древесные листопадные породы	7,2	3,8
Древесные вечнозеленые породы	6,8	5,1
Древесные хвойные породы	8,6	6,3
Кустарники листопадные	6,4	3,8
Кустарники вечнозеленые	7,3	3,5

Чтобы установить срок отмирания, необходимо от даты выявления гриба отнять количество месяцев в таблице 32. Так как цикл развития биотрофных грибов на побегах составляет один месяц, то и точность определения даты отмирания будет + 1 месяц.

Установить сроки отмирания побегов можно с помощью суммы положительных температур (СПТ). Появление основных биотрофных грибов на побегах древесных растений наблюдается при СПТ 1800°C при отмирании зимой и 1986°C при отмирании летом. Телеоморфы биотрофных грибов образуются, в среднем, при СПТ 9000°C зимой и 7000°C летом, что соответствует 20-22 календарным месяцам

17.11 Как с помощью грибов установить причину гибели растения?

Причины отмирания растения или его органов могут быть самыми разными. Мы перечислим пять основных причин, которые чаще всего встречаются, и покажем, как с помощью грибов их можно установить.

Естественное отмирание растения подтверждается наличием на нем стволовых специализированных многолетних трутовых грибов или однолетних специализированных трутовых грибов на корнях. Эта картина наблюдается только в естественном ценозе. На древесных интродуцентах индикаторами естественного отмирания являются трутовые грибы-полифаги, которые появляются на растениях независимо от внешнего инфекционного фона. Чтобы убедиться в этом, необходимо провести микологическое обследование одновозрастных старых растений. Например, в Крыму индикатором естественного отмирания 40-летних растений *Sophora japonica* является гриб *Inonotus hispidus*, в Донбассе индикатором отмирания 30-40-летних *Acer negundo* является

гриб *Polyporus squamosus*. Появление же многолетних трутовых грибов на корнях древесных интродуцентов мы связываем с внешним инфекционным фоном. Естественное отмирание отдельных органов, например, побегов подтверждается последовательным появлением биотрофных специализированных грибов сначала на побегах IV порядка, затем III, II и I.

При повреждении растения или его кроны *морозом* в экологических нишах не происходит развития биотрофных грибов. В этом случае в эконишах наблюдается появление сразу ксилотрофных микромицетов, чаще всего из родов *Tubercularia*, *Fusarium*. Это первый признак повреждения растения низкими температурами. В зависимости от степени повреждения, грибы этих родов находят на побегах IV или I порядков. В последнем случае по всей кроне будет распространен один из этих грибов.

Если растение погибло от *засухи*, на нем наблюдается сильное нарушение в биологии развития биотрофных грибов. Оно выражается в невызревании до 70-80 % плодовых тел специализированных грибов, которые погибают на стадии их формирования. Интенсивность развития оставшихся 20-30 % биотрофных грибов очень высокая. В экологических нишах на побегах преобладают ксилотрофные микромицеты.

При повреждении или *отравлении* растений ядами, на них резко изменяется видовой состав биотрофных грибов. Сильно обедняется видовой состав специализированных грибов, расширяются экологические ниши видов, приуроченных к менее адаптированным органам. При сильном отравлении биотрофные грибы могут вообще исчезнуть. На побегах таких растений сукцессионные ряды будут начинаться с ксилотрофных микромицетов.

Если растение погибло от *пожара* и при этом была повреждена перидерма, развитие грибов происходит одновременно по всей кроне. В этом заключается существенное отличие от естественного процесса формирования грибов, которое имеет последовательные этапы у растений, поврежденных огнем, обычно наблюдаются широкие экологические ниши и самая высокая интенсивность развития биотрофных грибов. На стволах некоторых лиственных растений, например, березы, осины, рябины после пожара появляется *Daldinia concentrica*, этот гриб является типичным индикатором пирогенных территорий.

17.12 Как прогнозировать время появления и продолжительность действия инфекционного фона?

Начало появления инфекционного фона биотрофных грибов, приуроченных к кроне растения, можно установить пользуясь данными таблицы "Сроки появления биотрофных грибов на побегах". Продолжительность действия инфекционного фона биотрофных грибов заканчивается на стадии формирования их теломорф. Этот период для

биотрофных грибов кроны растения составляет 10-14 месяцев. На протяжении всего этого периода происходит постоянное рассеивание спор грибов, плодовые тела которых непрерывно появляются сначала на тонких, затем на толстых побегах.

Продолжительность рассеивания спор фитопатогенных трутовых грибов зависит от вида гриба, стадии его развития, растения-хозяина и его возраста (табл. 17-6).

Таблица 17-6. Продолжительность споруляции трутовых грибов в Крыму

Вид гриба	Общее количество лет	Количество декад
<i>Phellinus torulosus</i>	5-10	17-32
<i>Phellinus pim</i>	10-15	17-23
<i>Antrodia juniperina</i>	1-2	11-14
<i>Ganoderma applanatum</i>	3-5	20-28
<i>Phellinus tuberculatus</i>	1	25
<i>Phellinus punctatus</i>	3-5	26
<i>Inonotus hispidus</i>	0,2	4

17.13 Как оценивать состояние растения по грибам?

Чтобы оценить состояние растения с помощью грибов, необходимо определить распространенность специализированных видов и сравнить эти данные с естественной нормой грибов, которая существует в природе. Грибы присутствуют на растении, не вызывая при этом болезни, при распространенности до 2-3 % в занимаемых экологических нишах. Растение в этом случае считается здоровым. Если распространенность гриба превышает эти значения, состояние растения, естественно, ухудшится. Так как распространенность специализированных грибов непосредственно связана со степенью усыхания растения, можно использовать этот показатель для оценки состояния растения: 1 балл — здоровое растение, 2 балла — удовлетворительное состояние, 3 — больное, 4 — очень больное и 5 — погибшее.

17.14 Как оценивать состояние популяции растений по грибам?

Состояние популяции древесных растений прямо связано с ее возрастной структурой, которую мы можем определить с помощью грибов. Для этого необходимо подсчитать количество экземпляров растений со специализированными трутовыми грибами. В популяции нормальным считается количество перестойных растений в пределах 5-7 %. Именно на них встречаются трутовые грибы. В этом случае

популяция считается здоровой, жизнеспособной. Увеличение числа растений с трутовиками или появление в популяции трутовиков-полифагов будет свидетельствовать о снижении ее жизнеспособности.

Можно использовать для оценки популяции специализированные микромицеты. В этом случае жизнеспособной популяцией можно считать ту, в которой количество экземпляров растений с высокой степенью развития таких грибов не будет превышать 5-7%.

17.15 Как прогнозировать развитие грибов при создании различных типов насаждений?

Уже на этапе проектирования искусственных насаждений можно прогнозировать развитие в них важнейших грибов и болезней. Для этого необходимо знать видовой состав растений, их географическое происхождение и местоположение в ареале. Кроме того, необходимо учитывать, что на формирование микобиоты влияет еще целый ряд факторов, присущих тому или иному типу насаждения. Эти факторы и основные характеристики типов насаждений помогают с высокой точностью прогнозировать в них микобиоту (табл. 17-7).

Таблица 17-7. . Основные характеристики устойчивых и неустойчивых к грибным болезням типов насаждений

Устойчивые	Неустойчивые
Поликультуры	Монокультуры
Разновозрастные	Одновозрастные
Из разных географических зон	Из одной зоны ареала
Лиственные	Хвойные
Однорядные	Многорядные
Редкие	Густые
При регулярном уходе	При отсутствии ухода
Виды растений	Сорта
В открытом грунте	В закрытом грунте
С подлеском	Без подлеска

Эта таблица помогает определить, к какой группе можно отнести существующие или проектируемые культуры. После этого составляется схема прогноза нахождения грибов.

Прогноз развития грибов в разных типах насаждений

Неустойчивые

Доминирование специализированных грибов второй группы у лиственных пород.

Доминирование специализированных грибов первой группы у хвойных.

Появление викарных видов грибов на хвойных растениях

Возможно развитие факультативных сапротрофов

Вспышки эпифитотий специализированных грибов на хвойных растениях

Высокая интенсивность развития биотрофных грибов.

Распространенность грибов по растению более 10 %.

Устойчивые

Отсутствие доминирующих видов патогенных грибов в насаждении.

Развитие специализированных грибов в узких эконипах растений.

Невысокая интенсивность развития биотрофных грибов.

Отсутствие в насаждениях эпифитотий.

Распространенность биотрофных грибов в кронах растений в пределах нормы (1-3 %).

Исключены болезни, вызываемые факультативными сапротрофами.

Кроме общих, прогнозируемых тенденций в каждом типе насаждения имеются свои особенности, влияющие на формирование микобиоты. Их трудно прогнозировать, и они устанавливаются только опытным путем.

17.16 Как определить степень повреждения растения во время пожаров?

Древесное растение представляет собой систему экологических ниш симбиотрофных грибов. Главными эконипами являются основные органы и структурные части растения. Для них составлены адаптационные ряды грибов, с помощью которых определяется критический уровень реакции растения на действие внешних факторов. Для вегетативных побегов этот ряд состоит, как минимум, из 50 видов биотрофных грибов. При естественном отмирании растения порядок появления грибов в экологических нишах и их расположение в адаптационных рядах всегда остаются неизменными. Однако в случае повреждения стволов древесных растений огнем в эконипах базидиальных хилоотрофных грибов часто можно наблюдать появление биотрофных микромицетов, нишей которых в обычных условиях являются вегетативные побеги. Мы объясняем появление грибов в несвойственных им экологических нишах следующим образом. Морфологическая структура кроны растения создана природой так, что каждый тип ветвления побега является усложненным вариантом предыдущего, более простого. Естественно, он имеет как свои индивидуальные черты, так и элементы предшественников. Это касается как морфологических, анатомических, физиологических структур и функций растения, так и видового состава симбиотрофных грибов (рис. 17-1). Логика подсказывает, что кроме основных адаптационных рядов

грибов в главных экологических нишах, которые мы собственно и наблюдаем в природе, существуют и другие, которые проявляются только в экстремальных ситуациях. Таким образом, истинный адаптационный ряд грибов в рассматриваемых нами эконишах будет таким, как в *таблице 17-8*.

Таблица 17-8. Прогнозируемые адаптационные ряды грибов в эконишах древесных растений

Экологические ниши грибов	Адаптационный ряд грибов, номер на рисунке 17-1	
	Существующий	Прогнозируемый
Стволы	3	$3 + 2 + 1$
Скелетные ветки	2	$2 + 1$
Вегетативные побеги	1	1

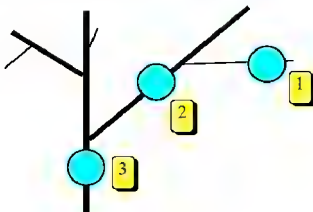


Рис. 17-1. Основные адаптационные ряды грибов в кроне древесного растения: 1 - биотрофные микромицеты на вегетативных побегах; 2 - ксилотрофные микромицеты и базидиальные дереворазрушающие грибы на скелетных ветках; 3 - базидиальные дереворазрушающие грибы, ксилотрофные и биотрофные микромицеты.

На стволах древесных растений можно выявить весь спектр биотрофных и ксилотрофных микромицетов, которые встречаются в кроне растения ($2 + 1$). Однако, доминировать всегда будут базидиальные дереворазрушающие грибы (3), а микромицеты будут встречаться на

фрагментах ствола, поврежденных его участках. Если ствол будет поврежден огнем, то микромицеты появятся узкой полосой на поврежденной стороне. По наличию того или иного гриба определяется степень повреждения растения огнем. Оценка повреждения необходима для установления характера и типа пожара, направления ветра и направления движения огня, продолжительности действия огня, эффективности применяемых средств пожаротушения и т.п.

17.17 Каким должен быть фитосанитарный режим охраняемых природных территорий?

Научной основой для разработки рекомендаций по охране и защите генофонда являются флористические сводки, содержащие исчерпывающие сведения о популяционной структуре видов, их экологическую и санитарную характеристики. Однако, не всегда такие сводки имеются, порой редкие растения надолго исчезают из поля зрения исследователей, часто первичная научная информация о них вовсе отсутствует. Режим охраняемых природных территорий не предусматривает активного вмешательства человека в естественные процессы биоценозов, в связи с чем в них могут создаваться неблагоприятные для растений условия, обусловленные нарушением природного равновесия до из запоевания. Рекомендуется охраняемые природные территории и объекты взять под постоянный фитосанитарный контроль и разделить их на четыре класса защиты, различающихся категорией заповедности, численностью редких растений, их состоянием и географическим расположением.

К I классу защиты мы относим редкие, находящиеся под угрозой исчезновения виды растений, которых насчитывается до 50 особей; ко второму (II) растения с неопределенным популяционно-количественным составом, выживание которых зависит от сохранения мест обитания в ненарушенном состоянии, и находящиеся в государственных заповедниках и заказниках. III класс растения (до 10 тыс. особей), катастрофически сокращающие численность популяции под влиянием человеческой деятельности в памятниках природы государственного и местного значения и отдельных заповедных урочищ. IV класс защиты виды с сокращающейся численностью (до 5 млн. особей), растения-интродуценты и представители местной редкой флоры в ботанических садах, парках-памятниках. В соответствии с этой классификацией для каждой местности (края, области, района) составляются списки охраняемых природных объектов, которые необходимо включить в сферу фитосанитарного контроля.

Фитосанитарный контроль включает в себя рекогносцировочное и детальное обследование. Рекогносцировочное обследование необходимо проводить во всех охраняемых природных объектах для установления общей оценки поражения; на участках I класса защиты два раза в год, II-IV ежегодно. Эта работа производится в соответствии с техническими

указаниями по лесозащите. Дополнительно собирают материал по эксплуатации территории, климатическим аномалиям и т.д., позволяющий точно установить причину болезни.

На основании результатов рекогносцировочного обследования проводится детальное изучение болезни, поражения, необходимые для выбора способов и средств защиты. Для растений I класса защиты ежегодное, II — один раз в два года, III — в три года, IV — в пять лет. Частота детального обследования зависит от категории редкости объекта.

На основе рекогносцировочного и детального обследования планируются защитные мероприятия. В ботанических садах, парках (класс защиты III-IV) проводится весь комплекс защитных мероприятий, направленный на создание условий для хорошего роста растений и лечения больных экземпляров. Перечень защитных мероприятий утверждается учреждением, организацией, в ведении которых находятся эти объекты. В государственных заказниках (II класс) работы проводят по согласованию с Государственным комитетом по охране природы. Мероприятия сводятся к улучшению общего санитарного состояния территории, предупреждению вытаптывания почвы, упорядочению туристических маршрутов и другое. Наряду с общими способами защиты здесь допускается репатриация исчезающих растений. В заповедниках (I класс защиты) выбираются способы защиты, исключая нарушение структуры естественных биоценозов: биологические, лесохозяйственные. Применение химических средств не допускается.

17.18 Что такое карантинные грибы и как осуществлять их прогноз?

Карантинные виды — это виды грибов, вызывающие эпифитотии среди культивируемых и интродуцированных растений. У аборигенных видов карантинные патогены практически не встречаются. Распространены карантинные виды преимущественно на видах растений, на сортах встречаются реже.

На сегодняшний день у специалистов не существует единого мнения, что такое "карантинный вид", не определена его биологическая сущность. Почему появление карантинных видов до сих пор носит неожиданный, внезапный, случайный характер? Почему невозможно прогнозировать карантинные виды и можно ли вообще решить эту проблему? Мы предлагаем свой вариант решения этого вопроса.

Исходя из того, что гриб — это необходимая часть растения, определим место карантинных видов в общей системе грибов, приуроченных к растениям. Прежде всего, карантинный вид — это биотрофный гриб, а не сапротроф. Поскольку он распространен на растениях, находящихся за пределами естественного ареала, он может относиться к специализированным грибам первой группы. Поэтому, карантинными видами могут быть или викарные грибы, или специализированные биотрофы второй группы.

Если карантинный гриб распространен в пределах вида растения, им может быть только викарный вид. Растения с карантинными грибами должны встречаться на границе зон адаптации и интродукции растения. Карантинный вид в этом случае может быть выявлен в своей естественной, а не расширенной экологической нише и находиться в стадии телеоморфы.

Если карантинный вид имеет стадию анаморфы, о нем можно сказать, что он распространен в пределах рода растения, имеет широкую экологическую нишу и встречается на растениях в зоне интродукции. В этом случае он должен относиться к специализированным биотрофам второй группы.

Карантинными могут быть не только виды, но и расы грибов. Каждый сорт растения это и набор видов и рас симбиотрофных грибов.

По происхождению карантинные виды можно разделить на возникшие в результате деятельности человека и сформировавшиеся естественным образом. Получение новых сортов является основным способом тиражирования карантинных видов, а микроклональное размножение растений способствует максимальному распространению карантинных видов. При интродукции сортов появления карантинных видов следует ожидать на границе естественного и культивируемого ареалов. В зоне дискомфорта культивируемого ареала нахождение карантинных видов на сортах и клонах растений маловероятно.

Другой способ появления и распространения карантинных видов связан с влиянием на растение абиотических факторов. Известно, что даже в зоне интродукции на растениях распространены не только специализированные биотрофы второй группы. В отдельные годы здесь могут появляться грибы первой группы, а также викарные виды. Продолжительность их развития, а следовательно, и распространенность зависит от продолжительности периода с климатическими аномалиями. Он может длиться от одного года до нескольких лет. Провокационные годы являются наиболее благоприятными для развития и распространения грибов. В этот период агрессивность обычных биотрофов заметно повышается и за пределами естественных ареалов растений достигает карантинного уровня.

Прогноз появления карантинных видов можно осуществлять основываясь на очередности поражения грибами органов растений. В зоне интродукции в первую очередь поражаются вегетативная сфера, потом генеративная и последней репродуктивная. В зоне дискомфорта, наоборот, наиболее уязвимыми становятся репродуктивные, затем генеративные и вегетативные органы. У одних видов растений такое разделение хорошо выражено, у других могут поражаться сразу все основные органы. Однако, общая тенденция очередности поражения важнейших органов растений все же существует. Поэтому в зоне интродукции можно прогнозировать появление карантинных видов на

листьях, побегах, в зоне дискомфорта на цветках, плодах, однолетних приростах.

Карантинные виды могут появляться и распространяться только внутри конкретных видов, форм, сортов растений. Переход карантинного вида от клона к клону, от сорта к сорту теоретически возможен, однако при этом его агрессивность должна снижаться до уровня обычного биотрофного гриба.

17.19 Где можно выявить новые виды грибов?

→ Новые виды грибов можно выявить только на аборигенных породах в зоне естественного ареала растений

→ На эндемичных, редких, исчезающих и вновь обнаруженных видах растений в их естественном ареале существует самая высокая вероятность нахождения новых видов.

→ На хвойных растениях обнаружить новые виды грибов возможно в зоне интродукции, и то только на зональных и региональных интродуцентах

→ В культурном ареале на декоративных видах растений, на сортах растений у плодовых и роз, на видах, полученных путем радиомутагенеза и хемотерапии, на растениях, полученных способом "in vitro", не может быть новых видов грибов.

18. Методы изучения грибов на древесных растениях

18.1 Как проводить отбор образцов?

Отбор микологических образцов производится после внешнего осмотра растения. К той, на первый взгляд, простой операции необходимо подходить очень серьезно и творчески. Выявить грибы в кроне растения порой бывает чрезвычайно трудно. Многое зависит как от опыта исследователя, от остроты его зрения, характера, эмоционального настроения, так и от самого растения, на котором проводятся сборы. Например, крону кустарниковых растений можно легко осмотреть всю целиком, а у древесных пород — не более 5-10 %. У высокорослых древесных пород вообще невозможно взять образцы в кроне, не применив для этого специальные приспособления, лестницы.

Каждый вид, экземпляр растения требует индивидуального подхода при изучении на нем микобиоты. От того, насколько учтены индивидуальные особенности растения, будет зависеть полнота изученности на них грибов.

Сбор грибов необходимо осуществлять по правилам, которые приняты в микологических и фитопатологических исследованиях. Кроме этих правил мы предлагаем также учесть ряд пожеланий, которые помогут при создании грибных карт растений. Эти пожелания следующие.

Визуальный осмотр растения на предмет выявления грибов производить очень тщательно. Осматриваемое растение осмотреть со всех сторон. Не производить внешний осмотр против солнца или на светлом фоне. Не проводить сборы грибов в дождливую или пасмурную погоду. Крону взрослых растений лучше осматривать с помощью бинокля с небольшим увеличением.

У исследователя должна быть твердая убежденность в том, что в природе не существует безгрибных растений. Отсутствие грибов в момент осмотра еще не означает, что на этом растении вообще нет грибов.

Не уходить от растения до тех пор, пока на нем не будут найдены грибы. При составлении грибной карты важна информация обо всей микобиоте растения. Поэтому сбор грибов осуществляется на всех органах растения, на живых и отмерших частях, в том числе и на опаде.

Наличие отмерших побегов в кроне растения свидетельствует о том, что на нем обязательно присутствуют биотрофные и сапротрофные микромицеты.

Грибы не вызывают быстрого отмирания древесных растений. Процесс естественного отмирания длится многие годы и захватывает сначала периферическую часть кроны, затем центральную и стволую. Появления грибов следует ожидать именно в этой последовательности.

В одной экологической нише на растении должно быть собрано не менее 5-10 образцов грибов. Если один вид гриба занимает на растении несколько экологических ниш, сбор грибов осуществляется равномерно по всей расширенной эконише.

Не ограничивайтесь, если это возможно, одноразовым отбором образцов с одного и того же растения. Хорошие результаты дают двух-трехкратные микологические обследования одного объекта, осуществленные в течение года.

Сразу после сбора микологический образец необходимо просушить в гербарной сетке. После просушки гриб обычно прекращает свое развитие и консервируется в том виде и состоянии, в котором он был собран. Такой микологический образец может храниться много лет.

Грибы, которые не сформировали полностью плодовые тела или имеют недозревшие органы плодоношения, можно оставить на "доращивание" в естественной обстановке или поместить во влажную камеру в лаборатории. В последнем случае необходимо удалить плесневые и другие сапротрофные грибы, которые развиваются на поверхности плодовых тел.

Сбор грибов на побегах древесных растений необходимо осуществлять круглогодично, на других органах растения - строго по сезонам с учетом фенологии их развития.

Сбор однолетних трутовых грибов следует осуществлять через 15-20 дней после их появления. После идентификации плодовые тела трутовых грибов высушивают в термокамере при температуре 60-70°C в течение 2-3 часов, а затем запаивают их в полиэтиленовые пакеты. Эта операция позволяет избавиться от кожеедов и насекомых, которые обычно очень быстро уничтожают плодовые тела трутовых грибов, хранящиеся в открытом виде.

Необходимо всегда осуществлять контрольный микологический осмотр уже изученных растений через год после фиксирования климатических аномалий.

Если на растениях не формируются плодовые тела, идентификацию грибов необходимо производить по симптомам вызываемой болезни или по типам повреждений. Знание закона географического викаризма позволяет с высокой точностью определить вид гриба.

При внезапном отмирании взрослого растения в течение вегетационного сезона необходимо произвести проверку на пораженность его сосудистым заболеванием. Возбудителя заболевания следует искать не в коре, а в заболонной части древесины.

Под кронами старых и высокорослых растений надо обязательно проводить сбор грибов на веточном и листовом опаде. Иногда это единственный и достаточно надежный способ получить информацию о микобиоте кроны этих деревьев.

18.2 Споролловушки для микромицетов и трутовиков

Существуют различные способы улавливания и учета спор возбудителей болезней. Отечественная и зарубежная литература сейчас насчитывает более 70 источников, в которых описаны споролловушки, способы фиксирования вылета спор, определения интенсивности споруляции. По принципу улавливания спор они разделяются на несколько типов, объединенных общим признаком. Наиболее простым и распространенным является способ улавливания пассивно оседающих спор. В зависимости от целей и объекта исследований применяют различные типы улавливающих элементов. В посадках или посевах размещают пластины, стержни, цилиндры, смазанные липким составом (Gregory, Hirst, 1952, Sreeramulu, 1963 Nutter, 1982 Channon 1983). Подсчет спор проводится путем непосредственного микрофотографирования или смыва водой на предметное стекло. В случае интенсивной споруляции или учета за большие промежутки времени (неделя, декада) эти способы вполне приемлемы и широко используются. Неподвижные улавливающие элементы требуют обязательной замены по истечении заданного времени. Поэтому при учете суточных, а тем более часовых циклов рассеивания, такие ловушки очень неудобны.

Один из самых простых и наиболее распространенных способов изучения динамики споруляции трутовых грибов — глазомерный (Rilev 1952, Orlos, 1958, Sacleir 1963). Суть его заключается в том, что высыпавшиеся споры собирают на полоски черной бумаги, которые каждые две недели накладывают на плодовые тела трутовиков. Интенсивность спороношения оценивается глазомерно по 6-бальной шкале (Orlos, 1960). Этот способ может быть модифицирован (Пармасто, 1958, Михалевич, 1983): под исследуемое плодовое тело гриба на полоске из оцинкованного железа можно поместить в качестве спорозловителя металлическую пробку от бутылки. Выделившиеся из плодового тела споры попадают на темную глянцевую бумагу, находящуюся в этой пробке. Осмотр спорозловителей проводится ежедневно либо раз в неделю, в зависимости от цели исследования. Интенсивность споруляции оценивается глазомерно по 4-бальной шкале.

Многие исследования проводятся с помощью предметных стекол, пластин, чашек Петри и т.п., смазанных глицерином, вазелином или другим невысыхающим веществом (Gav, Hutchinson Taggart, 1959, McCracken Toole, 1969, Shrum Wood 1966). Они раскладываются непосредственно под плодовыми телами трутовиков или закрепляются в различных частях кроны, раскладываются на земле. С помощью этого метода можно установить периодичность споруляции и дальность разлета спор.

Изучать споруляцию можно и в лабораторных условиях (Gaper, 1982 1984). В этом случае плодовые тела трутовиков раскладывают на предметные стекла. Происходит пассивное выделение спор при

комнатной температуре. Количество спор подсчитывают на предметном стекле под микроскопом. Этот способ в основном используется при изучении спорующих грибов с гладким или бугорчатым гименофором, с распростертыми или полураспростертыми плодовыми телами (*Stereaceae*).

Профессором *Н.И. Федоровым (1980)* предложен количественный метод учета освобождающихся спор. В качестве спорозуловителей используются стеклянные стаканчики диаметром 2-3 см и высотой 3-4 см, имеющие небольшое сужение в верхней части. Они закрепляются на подставках под плодовыми телами трутовиков, учет выпадающих спор ведется ежедневно. Споры в стаканчики смывают водой и по известному объему воды в камере Горяева производят их подсчет. Этот метод отличается высокой точностью, но не позволяет наблюдать динамику лета спор в течение суток.

Недостатком всех перечисленных способов улавливания спор трутовых грибов является то, что практически невозможно установить интенсивность споруляции в определенный промежуток времени. Здесь точность исследования задается самим исследователем, да и практически невозможно постоянно находится у спорозуловушки сутки, неделю, месяц. Сведения о суточной динамике споруляции необходимы, так как у некоторых трутовых грибов наблюдается несколько периодов интенсивного вылета спор в течение суток.

В случае низкой споруляции необходимо повысить "уловистость" ловушки. Для этого улавливающие элементы помещают на флюгерное приспособление (*Romig, Dirks, 1966, Sutton, Jones, 1976, Санин, 1984*). Выпускается несколько типов таких ловушек: ПЛС - 71, ЭСЛ - 1 М (*Иванченко, Дубинина и др., 1977*). Однако, конструктивные особенности не позволяют широко использовать их, например, в кронах деревьев.

В зависимости от целей исследований возможны модификации флюгерных приспособлений. Мы разработали простое и компактное приспособление, которое можно помещать внутри кроны деревьев, кустарников. Улавливающим элементом служит покрывное стекло. Подсчет спор проводится по периметру стекла с шириной захвата, равной диаметру поля зрения, количество уловленных спор пересчитывается на единицу площади. Сравнительные испытания модифицированной ловушки и ловушки ПЛС - 71 М показали одинаковую их эффективность.

Для повышения эффективности улавливания спор некоторые авторы предлагают использовать вращающиеся элементы, иногда помещая их на флюгерные установки (*Sutton, Jones, 1976, Bascht, Ben-Joseph, Rotem, 1982; Ключко, 1985*).

Пассивное улавливание спор у трутовых грибов проводят с помощью "споровой ловушки для изучения освобождения спор из базидиокартиев" (*Wood, Schmidt, 1966*). Прибор состоит из алюминиевой коробки 22 x 5 x 4 см, перфорированной 35 мм фотопленки.

прикрепленной одним концом к зубчатой катушке, и синхронного механизма, приводящегося в движение электромотором, соединенным с реле времени. Прибор устанавливается под базидиокарпом на 1 см ниже гименофора. Базидиоспоры через отверстие попадают в коробку и оседают на пленке, которая наматывается на катушку. Подсчет спор на пленке производится под микроскопом.

Известны разные способы улавливания спор возбудителей болезней в воздухе (Дунский, 1971, 1973). В одном случае споры улавливают в воду, которую затем наносят на тест-растение, в другом споры улавливают на живые растения, которые затем помещают в камеры с повышенной влажностью, где происходит прорезживание спор, их естественная инокуляция. По результатам прорастивания судят о наличии в воздухе спор возбудителей болезней. Этот способ может быть использован для изучения грунтовых грибов при условии, что тест-растение заменяется на тест-объекты (древесина). На основе перечисленных способов была изготовлена ловушка для раннего обнаружения возбудителей болезней растений в воздухе (Дунский, Никитин, 1972). Она состоит из вентилятора, инерционного отделителя и емкости, частично заполненной водой. Роль поверхности осаждения выполняют тест-растения, закрытые кольцевым зонтом.

Для определения количества жизнеспособных спор в воздухе споры улавливаются на пластинки с питательной средой, затем инкубируются, и впоследствии проводится их подсчет. Для определения концентрации спор в воздухе применяют всасывающие насосы (Andersen, 1958, Lawrence, Zehr, 1982). Этот процесс можно автоматизировать, используя следующее приспособление (Decker, Wilson, 1954). На барабан с часовым механизмом устанавливают чашки Петри с агаром. Воздух со спорами проникает через узкое отверстие в крышке прибора, его объем регламентируется с помощью калибровки отверстия в крышке. Это очень хороший способ улавливания спор грибов, однако он может быть применен только для короткого промежутка времени исследований.

Для регистрации освобождающихся спор у некоторых пикнидиальных грибов применяют следующие приспособления (Hopkins, 1959). Ниже места поражения на дереве прикрепляется пластинка, смазанная вазелином или глицерином. Выбиваемые дождем споры оседают на ленту и смываются в колбу, полученная суспензия затем анализируется. Для повышения эффективности этого метода применяют воронки, прикрепленные к дереву (Bertrand, Englisch, 1976).

Споры в воздухе можно улавливать и другим способом (Orr, Gordon, Kordecki, 1956). При прохождении воздуха между горячей и холодной пластинкой споры оседают на холодную поверхность.

Для раннего обнаружения спор в воздухе используют эжекторные ловушки типа ЭСЛ - 1 М с импакторной головкой (May, 1945, Hirst, 1952, Gregory, 1954; Иванченко, Дубынина, 1977). Принцип их работы

основан на принудительном естественном прохождении воздуха через трубу с разным диаметром. Споры осаждаются на стекла, установленные в этом тоннеле.

Для получения быстрой информации о заспоренности воздуха применяют центробежные насосы, которые осаждают споры на липкую поверхность (*Ogava, English, 1955, Tate, 1980*). Существуют также ловушки с вакуумными насосами активного типа (*Woodbury, 1952; Kipai, Клемент, 1974*). Улавливание спор осуществляется с помощью вакуумной колбы, у которой отверстие внизу заканчивается L-образной расширенной трубкой. В вакуумной колбе споры собираются на сосклетной бумажной трубке. Для этой цели выпускается прибор ПОЗР-М (*Иванченко, Дубынина, 1977*). С помощью этого прибора можно проводить сбор любых спор с любых растений, в том числе и дереворазрушающих грибов. Недостатком этого метода является то, что он позволяет фиксировать только наличие спор на исследуемом участке. Более точным методом, позволяющим регистрировать вылет спор ежесекундно, является их улавливание с помощью стационарных ловушек (*Pady, 1959; Gav, Hutchinson, Taggart, 1959*). В них воздух всасывается с помощью вакуумного насоса с вентилятором, регулирующим интенсивность тока воздуха, и подается на предметные стекла, смазанные невысыхающим раствором. Стекла передвигаются с помощью моторчиков, синхронно работающих в течение 24 часов. С помощью этой ловушки фиксируется количество спор, находившихся в воздухе в определенное время. Она может быть использована для регистрации спор трутовых грибов в воздухе, однако не может быть широко применена в полевых условиях, так как требует постоянного источника питания для моторчиков и специального приспособления для предметных стекол.

Потребность в получении более точной информации при изучении динамики споруляции для целей мониторинга привела к созданию автоматических ловушек с более совершенными и простыми улавливающими элементами (*Gregory, 1952; Pancer, Tullis, Van Arsdell, 1957; Sutton, Jones, 1976; Leach, 1977; Holmeyer, Wallm, 1981; Shane, Sutton, 1981; Zuck, Mc Hardy, 1981; Sutton, 1981; Kamire, Laemmlein, 1981; Sutton, James, Nardacei, 1981; Baschi, Ben-Joseph, Rotem, 1982; Gotwald, Baertrand, 1982; Smdt, Carey, Hollis, 1982; Whiteside, 1982; Nutter, Cole, Schein, 1982; Latham, 1982*).

В настоящее время зарубежные фирмы выпускают электровентиляторные автоматические ловушки. В них улавливающим элементом является пластиковая липкая лента, одетая на барабан метеорологического самописца. Но они сложны по конструкции и очень дороги. Так, например, английская ловушка (*Burkard Scientific Sales Limited*) стоит 2000 долларов, а американская (*Kramer-Collins*) 700 долларов. Американские исследователи (*Gadoury, William, 1983*) признают, что из-за своей дороговизны эти ловушки не находят широкого применения и предлагают свою модификацию одной из этих

ловушек, стоимость которой снижена до 200 долларов. На базе недельного термографа-гигрографа они сконструировали прибор для улавливания спор в воздухе. Он состоит из барабана с часовым механизмом и вакуумного насоса, всасывающего воздух с заданной скоростью. Споры оседают на клейкую ленту, расположенную на термографе. Количество спор в воздухе регистрируется во времени и, в зависимости от режима вакуумного насоса, в определенном объеме воздуха.

Используя этот принцип, мы разработали спороловушки для изучения динамики споруляции трутовых грибов (рис. 18-10).

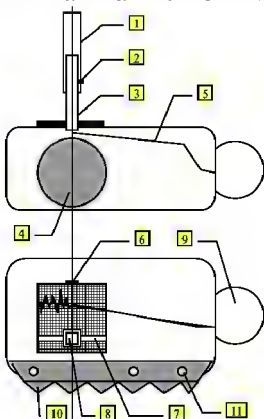


Рис. 18-1. Устройство для улавливания спор у трутовых грибов.

Улавливание спор осуществляется на ленту с клейкой поверхностью (7), которая находится на барабане недельного термографа (4), расположенного в горизонтальном положении. Под лентой на боковой стенке термографа со стороны записывающего пера (5) закреплен спороприемник (3), состоящий из телескопической насадки (1), позволяющей улавливателю подводить близко к гименофору трутовика. Внизу имеется прямоугольное отверстие (8), соответствующее одному делению часового интервала на ленте термографа, что позволяет регистрировать вылет спор ежечасно с площади гименофора, равной площади отверстия над клейкой лентой. Для фиксирования барабана термографа в горизонтальной плоскости на оси барабана просверливается отверстие и закрепляется болт (6), стрелку самописца у пера изгибают на 90°, камеру для чернил на перо уменьшают до размеров, позволяющих получить тонкую линию на ленте термографа. Прибор закрепляют в горизонтальном положении на дереве под трутовиком с помощью крепежных лент. С помощью этого устройства достигается точная регистрация времени вылета спор и их количества с известной площади гименофора с одновременной регистрацией температуры воздуха у исследуемого объекта. Это позволяет более точно изучить динамику и интенсивность споруляции в зависимости от климатических условий, влияющих на развитие трутовых грибов.

Таким образом, в практике фитопатологических исследований применяются три типа спороловушек: пассивного, активного типа и автоматические. В зависимости от целей выбирается определенный тип ловушки или выбирается метод улавливания спор. Однако, все они имеют свои преимущества и недостатки, поэтому исследователь должен критически подходить к выбору определенного типа ловушек и способа улавливания спор.

18.3 Провокационные способы получения плодовых тел грибов

Одним из основных способов идентификации грибов является их определение по морфологическим признакам полностью сформировавшихся плодовых тел и зрелых органов спороношения. При сборе микологического материала довольно часто бывает, что находки гриба сделаны на ранней стадии его созревания. Такие грибы невозможно идентифицировать не только до вида, но даже и до рода. Собранные же грибы после подсушивания субстрата сразу прекращают свое развитие и в таком состоянии консервируются. Чтобы установить вид гриба, микологический образец не позднее чем через 3-5 дней после сбора помещают во влажную камеру и выдерживают там при температуре 20-25°C. В зависимости от того, на какой стадии развития был гриб в момент сбора, зависит продолжительность его "дозревания" во влажной камере. Этот срок для важнейших пикнидиальных биотрофных микромицетов может составлять от нескольких дней, до

одного месяца. Напомним, что полный цикл развития грибов этой группы в природе составляет один месяц.

Провокационные способы получения плодовых тел грибов применяют при ускоренном методе изучения микобиоты на растениях, в частности, на побегах. Для этой цели побег необходимо сломать или повредить до прекращения в нем всех физиологических процессов. Сломанную ветку оставить на растении в том месте кроны, где она находилась. От того, когда была осуществлена эта операция, зависят сроки появления грибов. Если гибель побега приходится на период покоя растения (зима), первые грибы появятся не ранее, чем через 6 месяцев; если на период вегетации (лето) — через 2-3 месяца. В зависимости от типа ветвления побега, процесс формирования плодовых тел микромицетов будет составлять от нескольких месяцев (на побегах III-IV порядков) до одного-двух лет (побеги I-II порядка).

Если целью исследования является микобиота всей кроны растения, то применяется способ окорки ствола. В этом случае гибель всего растения наступает через один год. Плодовые тела грибов на побегах появляются в среднем на 3-4 месяца позже, чем при ранее описанном методе.

В некоторых случаях на интродуцированных растениях не формируются плодовые тела трутовых или других дереворазрушающих грибов. Так в Крыму по причине высокой сухости воздуха не формируются плодовые тела *Heterobasidion annosus* и часто — опенка осеннего *Armillaria mellea*. Развитие гриба в этом случае протекает в стадии мицелия. Не всегда эти признаки бывают четкими и убедительными. Доказательством того, что именно эти грибы вызывают подобные поражения, являются все те же плодовые тела грибов. Для того, чтобы получить плодовые тела трутовых грибов, например, на корнях древесных растений, применяют "камеры-ловушки". Непосредственно у основания ствола там, где поражены корни, выкапывается ямка размером 25 x 25 x 25 см. Земля удаляется, камера сверху закрывается и, таким образом, создается своеобразная влажная камера. Вероятность появления плодовых тел трутовых грибов в таких камерах довольно высокая. Осмотр камеры производят через каждый месяц в течение года.

18.4 Способы изучения сукцессий грибов

Сукцессии грибов на вегетативных побегах древесных растений изучают следующим образом. Берут побеги I-IV порядков ветвления. На каждом изучаемом растении отбирают по 10 побегов одинаковой длины (40-50 см) и одинакового диаметра. Образцы можно связать в пучек и обязательно снабдить этикеткой с указанием вида растения. Разница в диаметре побегов не должна превышать 1-2 мм. В связи с тем, что жизнь растения состоит из чередующихся периодов покоя и вегетации, сукцессии грибов необходимо изучать в эти сроки. Лучшими сроками

закладки эксперимента является середина периодов покоя (январь) и вегетации (июнь).

Образцы берут в нижней и средней части кроны древесных растений. Отбирают только здоровые, вегетирующие побеги. Из опыта исключаются усохшие или с другими повреждениями ветки. Образцы на протяжении всего опыта должны находиться в естественной обстановке и в одинаковых условиях. Они могут быть размещены на почве или на щитах но без укрытия, затенения, защиты. Лучше всего их располагать на небольших затененных склонах. Контрольные образцы тщательно промывают спиртом и помещают в изоляторы из газовой сетки. Ежемесячно в одно и то же время производят осмотр всех образцов. При микроскопическом анализе отмечают количество побегов с грибом, распространение гриба по побегу, стадию его развития (от начала формирования плодовых тел до их полного естественного разрушения), диаметр побега, на котором обнаружен гриб, и развитие гриба в зависимости от расположения плодовых тел по побегу. Образцы анализируют не позднее одного-двух дней после их сбора. В течение 18 месяцев отбор образцов для микроскопического анализа проводится ежемесячно, затем через каждые два месяца. Взятие образцов в одно и то же время позволяет использовать некоторые климатические показатели для возможного прогноза появления грибов.

Изучение сукцессий трутовых грибов проводится на фиксированных образцах. Они могут быть стволы деревьев, скелетные ветки, пни, крупный валеж. Смена дереворазрушающих грибов в экологических нишах происходит не так быстро, как микромицетов. Сукцессия трутовых грибов может длиться многие годы, даже десятки и сотни лет. Поэтому периодичность наблюдений за сукцессиями дереворазрушающих грибов составляет: для специализированных фитопатогенных видов - один раз в году, для грибов - деструкторов один раз в квартал. Одновременно составляется и карта экологических ниш трутовых грибов на стволах древесных растений.

18.5 Изучение трутовиков и возникающие проблемы

Динамика споруляции у трутовых грибов изучается с использованием спороловушек. Для этого используются обычные предметные стекла. Стеклопленочные пластинки располагаются непосредственно под гименофором на расстоянии 1-2 см от него. В связи с тем, что споры трутовых грибов имеют маслянистую поверхность и хорошо закрепляются на любой поверхности, стеклопленочные пластинки не надо покрывать вазелином или другими нессыхающими растворами, которые используются для повышения уловистости ловушки. Если гриб располагается высоко на дереве, под грибом устанавливается подставка для размещения спороловушки.

Один раз в декаду, на протяжении всего периода наблюдений производится смена спороловушек, которые затем просматриваются под

микроскопом в 10 полях зрения при увеличении 500. Количество выпавших спор трутового гриба собирается с площади гименофора, равной 1 см^2 , что примерно соответствует размерам покровного стекла. Подсчитывается количество выпавших спор в каждом поле зрения, затем определяется среднее значение. Если выпало большое количество спор, они смываются в определенный объем воды, а затем по рассчитанной таблице ведется их подсчет. Таким образом устанавливаются следующие параметры развития гриба: начало и конец споруляции, периоды покоя, пики и спады споруляции. Этот метод не предусматривает определения общего количества выпавших спор со всего плодового тела гриба.

Если трутовые грибы имеют широкое распространение в насаждениях, выбирают два-три дерева одного вида с грибом и проводят параллельные наблюдения. Исследования по динамике споруляции проводятся в течение 2-3 лет.

При изучении трутовых грибов в искусственных насаждениях возникает ряд неожиданных проблем. Их невозможно игнорировать, так как от этого порой зависит конечный результат всего эксперимента. Суть этих проблем заключается в следующем. Плодовые тела многих трутовиков в парках, арборетумах, городских насаждениях обычно вырастают в местах механических повреждений стволов и корней. А эти повреждения располагаются со стороны дорог, дорожек, магистралей. Таким образом, 80 % всех плодовых тел трутовых грибов вырастает на виду у пешеходов, туристов, экскурсантов. Если спороловушки будут размещены под такими грибами, то они обречены на уничтожение. Как показала практика, 50 % спороловушек уничтожается в первые 10 дней, остальные - в течение одного-двух месяцев. Ловушки с просьбами о сохранении или с запретительными надписями уничтожаются в первую очередь. Если устанавливать спороловушки на виду у зрителей, они исчезают в тот же день. Поэтому выбор объекта для длительного наблюдения и его маскировка от туристов является очень важной операцией.

Плодовые тела грибов необходимо искать на противоположной от дорожек стороне дерева, в глубине куртин, в стороне от экскурсионных троп. Все спороловушки необходимо маскировать от посторонних взглядов. Самая эффективная маскировка заключается в том, чтобы все это сооружение, "спороловушка", было очень простым по конструкции, не ярким по цвету, и никак не выделялось на дереве. Если изучают грибы, вызывающие стволовые гнили, для наблюдения подбирают плодовые тела на такой высоте, которая не требует специальных приспособлений для лазания по дереву.

Плодовые тела грибов, вызывающих корневые гнили, вырастают у основания ствола дерева, часто на уровне земли. Иногда они бывают полностью закрыты травой или опавшими листьями. Если разместить спороловушки под такими грибами, то в этом случае может нарушиться чистота опыта. На стеклянную пластинку со спорами забираются улитки,

слизняки, черви, жуки, которые уничтожают споры гриба полностью или частично. Особенно это заметно после выпадения дождей. В дождливые дни спороловушки у самой земли бывают сплошь засыпаны землей.

Нам неоднократно приходилось сталкиваться со случаями, когда птицы уничтожали спороловушки под трутовыми грибами, расположенными у земли. Каждый раз после смены ловушки вся сухая трава вокруг такого гриба на большой площади пересовачивалась птицами. Естественно, что при этом нарушалось и местоположение спороловушки. Для того, чтобы избежать таких повреждений спороловушек, под исследуемыми трутовиками место необходимо очистить от травы, сухих листьев, землю плотно утрамбовать или засыпать мелкими камнями.

При изучении динамики споруляции у однолетних трутовых грибов, развитие которых продолжается всего 3-4 декады, спороловушки не закрепляют жестко на растении. По мере роста плодового тела гриба, через каждые 5 дней положение стеклянной пластинки изменяют и располагают в центре под гименофором. В эти же сроки целесообразно производить их замену, так как споруляция однолетних трутовиков в отдельные декады бывает очень сильной.

Плодовые тела трутовых грибов бывают живые и мертвые. Жизнеспособность грибов можно легко определить по гименофору. У отмершего гриба гименофор сухой, у живого влажный на ощупь. Под такими плодовыми телами и устанавливаются спороловушки.

18.6 Поиск вероятных источников инфекции в насаждениях и изучение патогенных свойств грибов

При изучении патогенных свойств грибов, имеющих широкий круг питающих растений, а также для установления источников инфекции, пользуются следующим методом. Во время рекогносцировочного обследования производится предварительный отбор предполагаемых источников инфекции. Из этих растений в чистую культуру выделяют фитопатогенный грибок, который является возбудителем определенного заболевания. Затем его высевают на специальную питательную среду с добавками из естественного субстрата. Она готовится следующим образом: мелко нарезанные ветки определенных древесных пород (200 г) заливают водой (1 л) и выдерживают в течение 12 часов при температуре 80° на водяной бане. После этого настой фильтруют, добавляют агар-агар (2,5 %) и производят стерилизацию питательной среды. Потом на эту среду высевают грибок, взятый из чистой культуры. По скорости линейного роста колонии гриба устанавливается предпочтительный субстрат и таким образом создается ряд устойчивости растений, у которых имеются общие виды грибов. Этот метод, предложенный М.К.Хохряковым ((1969) и И.И.Минкевичем (1974), мы рекомендуем использовать в ботанических садах, где всегда имеется ограниченное число растений и в естественной

обстановке такую оценку провести невозможно. Предпочитаемым субстратом для гриба, а следовательно и вероятным источником инфекции будет тот, на котором наблюдаются самые высокие показатели линейного роста гриба.

В практике микологических исследований при изучении патогенных свойств некротрофных грибов используют еще метод инокуляции. Место инъекции обрабатывается водной суспензией спор. За три дня до заражения на коре стволика или побега делается Т-образный надрез размером 1,5 x 0,5 см. Непосредственно перед инокуляцией место заражения дезинфицируют спиртом, а затем промывают дистиллированной водой. В разрез коры вводится суспензия спор или мицелий, выросший на питательной среде, после чего кора плотно прижимается к древесине. В качестве инокулюма можно использовать кусочки коры с жизнеспособным мицелием. Место инокуляции покрывают гигроскопической ватой, смоченной водой, и забинтовывают. Наблюдения проводят в течение одного-двух лет. Оценку патогенных свойств гриба осуществляют по размерам незаживающей раковой язвы в месте инокулюма. Обязательным условием для успешного проведения эксперимента является общее ослабление растения. Чем сильнее растение будет ослаблено, тем четче будут видны результаты.

Список литературы

1. Астафьев Б.А. Экспериментальные методы паразитов в биологии и медицине. - М.: Наука, 1989. - С. 8
2. Астафьев Б.А., Петров О.Е. Эволюционно - генетическая теория паразитизма // Успехи современной биологии.- 1992 - Т. 112.- Вып.2.- С. 163-175
3. Беклемишев В.Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. - М.: Наука. 1970.- 504 с.
4. Берг Л.С. Труды по теории эволюции.- Л.: Наука, 1977.- 387 с
5. Бернар К. Жизненные явления, общие растениям и животным - М., 1867.- С. 316
6. Вавилов Н.И. Географические закономерности в распределении генов культурных растений, Труды по приклад ботанике и селекции, 1927.- Т. 17. - Вып. 3.- С. 414-428
7. Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений / Труды по приклад. ботанике и селекции.- 1926.- Т.16.- Вып. 2. - С. 1-248
8. Вандерпланк Я. Генетические и молекулярные основы патогенеза у растений.- М.: Мир, 1981.- 236 с.
9. Ванев С.Г., Тасева М.П. Нови паразитни гъби на някои декоративни растения в България / Фитология.- 1990.- Кн. 38.- С. 84-88
10. Васильева Л.И. Материалы к флоре грибов Южного берега Крыма / Труды Никит ботан сада - 1960 - Т. 33 - С. 193-240
11. Васильевский Н.И., Каракулин Б.П. Паразитные несовершенные грибы. Часть 2. Меланкониальные. - М.-Л., 1950.- С. 1-679
12. Вахмистрова Т.В. Специализация настоящего и окаймленного трутовиков к диаметру древесного субстрата / Микология и фитопатология. - 1987. - Т. 21. - Вып. 6. - С. 503-508
13. Вахтин Ю.Б. Генетическая теория клеточных популяций. - Л.: Наука, 1980.- 168 с.
14. Великанов Л.Л., Сидорова И.И. Экологические проблемы защиты растений от болезней. - М. ВИПТИ, 1988 - 142 с.
15. Вердеревский Д.Д. Иммуитет растений к инфекционным заболеваниям. - Кишинев. 1968 - 216 с.
16. Гарини С.Н., Крапивина И.Г. О роли сумчатых и несовершенных грибов в разрушении древесины, Микология и фитопатология - 1969.- Вып. 3.- № 5. - С. 477-480
17. Гвартишвили М.Н. Грибы рода *Cytospora* Fr. в СССР. - Тбилиси, 1982.- 214 с.
18. Гвартишвили С.П., Гавамадзе К.Д. Грибные латентные инфекции как одна из причин усыхания ветвей грецкого ореха Труды Грузин. СХИ.- 1978.- Т. 105. С. 121-124

19. Говорова Г.Ф. Видовая и расовая специализация фитопатогенных грибов / Микология и фитопатология - 1987.- Т. 21 - Вып. 5.- С. 467-471
20. Голдовский А.М. Аныбиоэ. - Л.: Наука, 1981. - 135 с.
21. Головин П.Н. понятие о виде в микологии / Проблемы вида в ботанике.- М.-Л., 1958.- Т. 1. С. 34-67
22. Головкин Б.Н. Культурный ареал растений. - М.: Наука, 1988.- 184 с.
23. Горленко М.В. Некоторые вопросы географии и биологии грибов / Бюл. МОИП. - 1975.- Т. 80. - Вып. 2. - С. 30-35
24. Горленко С.В. Миграция фитопатогенных грибов при интродукции растений / Миграция патоген. организмов при интродукции растений.- Апатиты, 1987 - С. 9-11
25. Горленко М.В., Гарибова Л.В., Сидорова И.И. Все о грибах. - М.. Лес.пром.- 1986.- 280 с.
26. Грегори Ф. Микробиология атмосферы. - М., 1964.- 371 с.
27. Гродзинский Д.М. Надежность растительных систем.- К.: Наукова думка, 1983.- 368 с.
28. Гусейнов Э.С. « Микромидеты основных лесобразующих пород Азербайджана и биология наиболее патогенных видов. Автореф. доктор. диссертации. - М., 1989.- 48 с.
29. Гуцевич С.А. К вопросу о происхождении микофлоры Крыма / Вестник Ленинград. ун-та.- 1965 - № 15. - С. 25-37
30. Гуцевич С.А. Распространение иноземных грибов в связи с интродукцией высших растений // Ботанический журнал. - 1963.- Т. 48. - № 1. - С. 16-33
31. Догель В.А. Общая паразитология.- Л., ЛГУ, 1962.- 464 с.
32. Докунина Е.А., Меланхолин П.Н. Влияние рекреации на грибные заболевания доминантов травяно-кустарничкового яруса лесов // Экология.- 1992.- № 2. - С. 75-76
33. Дорожкин Н.А., Федоров В.Н. Изучение микофлоры раковых образований ели обыкновенной / Микология и фитопатология.- 1987.- Т. 21. - Вып. 4. - С. 347-352
34. Дубинин Н.П., Пашин Ю.В. Мутагенез и окружающая среда. М.: Наука, 1978.- 127 с.
35. Дудка И.А., Вассер С.П. Грибы. Справочник грибника - К.: Наукова думка, 1987.- 535 с.
36. Дунин М.С. Иммуногенез и его практическое использование.- Рига, 1946
37. Дунский В.Ф., Никитин П.В. Ловушка для раннего обнаружения возбудителей болезней растений в воздухе // Офиц. бюл. открытий и изобрет.- 1972.- № 36.- С. 10
38. Дунский В.Ф. и др. Способ обнаружения возбудителей болезней растений // Офиц. бюл. открытий и изобретен - 1971 - № 36 - С. 9

- 39 Дылис Н.В. и др. Опыт сравнительного биогеоценологического изучения искусственных лесных насаждений / Теорет. проблемы фитоценологии и биогеоценологии. - М., 1970. - С. 34-50
- 40 Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи - Л.: Наука, 1972.
- 41 Жуковский П.М. Сопряженная эволюция растения-хозяина и паразита / Генетические основы селекции растений на иммунитет. - М., 1973. - С. 120-134
- 42 Зайцев Г.Н. Оптимум и норма в интродукции растений. - М.: Наука, 1983. - 268 с.
- 43 Звягинцев Д.Г. Почва и микроорганизмы. - М.: МГУ, 1986. - 256 с.
- 44 Земкова Р.И., Анпилогова В.А. Пути формирования и дальнейшего развития вредной фауны и патогенной микрофлоры в городских насаждениях / Защита растений-интродуцентов от вредных организмов. - К.: Наукова думка, 1987. - С. 22-25
- 45 Иванченко А.В., Дубынина Г.С. и др. Методические указания по определению заспоренности воздуха и посевов спорами фитотрофы и ржавчины. - М.: Колос, 1977. - 30 с.
- 46 Ильинских Н.Н. и др. Цитогенетический гомеостаз и иммунитет - Новосибирск, 1986. - 254 с.
- 47 Исин М.М., Дерновская Л.И. О специализации видов *Synchytrium* паразитирующих на яблоне / Мат. конф., Алма-Ата, 1969 - С. 85-86
- 48 Керкис Ю.Я., Раджабли С.И. Возрастные изменения кариотипа в соматических клетках человека. - Цитология, 1966. - Т.8. - № 2. - С. 282-285
- 49 Кизикешвили О.Г. Распространение некоторых грибных болезней сосны пицундской в ее ареале // Микология и фитопатология. - 1984. - Т. 18 Вып. 4. - С. 330-333
- 50 Кирай З., Клемент З. и др. Методы фитопатологии. - М.: Колос, 1974. - 343 с.
- 51 Ключко А.И. Сигнализатор заражения растений / Защита растений. - 1985. - № 12. - С. 11-12
- 52 Крамер П.Д., Котловский Т.Г. Физиология древесных растений. - М.: Лес. пром., 1983. - 464 с.
- 53 Кропие Э.П. Болезни усыхания косточковых плодовых культур / Болезни плод. раст., Кишинев, 1967. - С. 5-42
- 54 Кропие Э.П. Изучение сортовой специализации грибов рода *Leucostoma* и сортовой устойчивости косточковых плодовых деревьев к инфекционному усыханию / Степень изуч. и практич. использов. иммунитета плодовых культур - Кишинев, 1959. - С. 40-46
- 55 Купревич В.Ф. О происхождении и эволюции паразитизма у грибов / Советская ботаника - 1940 - № 5-6

56. Курсанова Т.А. Развитие представлений о природе иммунитета растений.- М.: Наука, 1988.- 100 с.
57. Липсиц Д.В. Физиология и биохимия здорового и больного растения.- М.: МГУ, 1970. - С. 470-482
58. Маслаков Н.И. Устойчивость роз к грибным заболеваниям при интродукции на Крайний Север / Миграция патоген. организмов при интродукции. - Апатиты, 1987.- С. 65-72
59. Мечников И.И. Лекции по сравнительной патологии / Сборник соч., М.: Медгиз, 1954.- Т. 5.- С. 101-126
60. Минкевич И.И. Эпифитотиялогия инфекционного усыхания древесных пород и меры ограничения вредоносности болезни: Автореф. доктор. диссерт. - М., 1972.- 41 с.
61. Михалевич П.И. Динамика споруляции многолетних трутовых грибов в лесах Беловежской Пущи / Гез. докл. Донецк, 1983 - С. 112-113
62. Молчанов А.А. Быстрота разложения соснового и елового опада - ДАН СССР.- 1947 - Т. 56.- № 8 - С. 869-872
63. Махулин В.А. Структура флоры базидиальных дереворазрушающих грибов евразийской части Голарктики СССР Микология и фитопатология.- 1978. - Т. 12. - Вып. 1 - С. 55-60
64. Навашин М.С., Герасимова Е.Н. Природа и причина мутаций. О природе и причине химических мутаций, возникающих в клетках покоящихся растительных зародышей в результате старения последних / Биологический журнал. - 1935 - Т.4. - № 4 - С. 593-634
65. Неофитова В.К. Болезни декоративных растений Мурманской области // Декоративные растения для Крайнего Севера СССР - М.-Л.: АН СССР, 1958.- С. 182-194
66. Наумов И.А. Перспективы изучения болезней древесных пород в условиях степного лесоразведения / Учен. зап. КГУ, 1950 - Вып. 25. - С. 5-7
67. Оганова Э.А. Естественное разрушение древесины дуба / Труды института леса. - 1954.- Т. 16.- С. 129-143
68. Озюлин Г.П. Степень изученности и практического использования в СССР селекции лесных пород на иммунитет к болезням и устойчивость к вредителям / Труды V Всесоюз. совещания по иммунитету растений, К., 1969. - С.1-5
69. Пармисто Э.Х. Развитие плодовых тел и споруляция к трутовым грибам / Изв. АИ Эстонии - 1958. - Т. 7. - С. 83-93
70. Планк ван дер Я.Е. Устойчивость растений к болезням. - М.: Колос. 1972. - 254 с.
71. Помазков Ю.И. Иммунитет растений к болезням и вредителям. - М.: Изд. УДН, 1990. - 80 с.

72. Попова К.В. Учение об иммунитете растений. М.: Колос, 1979. - 272 с.
73. Потлайчук В.И. О специализации *Phomopsis quercella* и *Cytospora intermedia*. Труды ВИЗР - 1954, - Т. 6, - С. 200-201
74. Прохоров В.П. Изучение флоры дискомицетов Звенигородской биостанции МГУ. Микология и фитопатология. - 1974, - Т. 8, - Вып. 4, - С. 311-314
75. Санин С.С. Математическое моделирование мифотий стеблевой ржавчины пшеницы эндемичного и экзотического происхождения. Вестник сельхоз. науки - 1984, - № 3, - С. 85-89
76. Селиванов И.А. Микотрофизм растений в лесной зоне / Тез. докл., Пермь.- 1977.- С.8
77. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений.- М.: Высшая школа, 1962.- 378 с.
78. Сержанина Г.И. Микромицеты как компоненты сосновых фитоценозов Белорусии. Микология и фитопатология.- 1977, - Т. 11, - Вып. 4, - С. 289-293
79. Симонян С.А., Барсегян А.М. К познанию фитоценотической роли микромицетов в различных типах растительности Армении. Микология и фитопатология. - 1974 - Т.8. - Вып. 4 - С. 315-322
80. Синадский Ю.В. О динамике численности вредных и патогенных организмов, новых вредителей и болезнях, появившихся в ГБС АН СССР (1975-1985) / Миграция патоген. организмов при интродукции растений. - Апатиты, 1987. - С. 5-8
81. Синадский Ю.В., Грознова В.В. Причины усыхания интродуцентов сосны и комплексная система защитных мероприятий. Бюл. ГБС - 1986, - Вып. 139, - С. 68-71
82. Скрыбин К.И. Симбиоз и паразитизм в природе. - Природа, 1923 - 205 с.
83. Солдатова І. М. Матеріали до флори *Aphyllphorales* степової зони України // Укр. ботан. журн. - 1975 - Т. 32 - № 1 - С. 106-108
84. Степанов А.М., Чумаков А.Е. Прогноз болезней сельскохозяйственных растений.- Л.: Колос, 1972.- 31 с.
85. Степанова Н.Г., Мухин В.А. Основы экологии дереворазрушающих грибов.- М.: Наука, 1979.- 100 с
86. Страхов Т.Д. Введение в общую фитопатологию. - К., 1962.- 172 с
87. Страхов Т.Д. О механизме физиологического иммунитета растений к инфекционным заболеваниям. - Харьков, 1959 - 79 с
88. Суркова Л.И., Соколова К.Д. Селекционно ценные мутанты озимой пшеницы.- Химический мутагенез и иммунитет.- М., 1980.- С. 138-142
89. Токин Б.П. Бактерициды растительного происхождения. - М.: Медгиз, 1942.- 130 с.
90. Токин Б.П. Митогенетические лучи и кольца Лизетанта.- М.: Медгиз, 1933.- С. 117-142

91. Томилин Б.А. Грибы некоторых типичных фитоценозов амурской подтайги / Ботан. журн. - 1962. - Т. 47 - № 8 - С. 1116-1125
92. Томилин Б.А. Факторы внешней среды, влияющие на распределение грибов в растительных сообществах / Ботан. журн. - 1964. - Т. 49. - № 9. - С. 230-238
93. Федоров Н.И., Раптунович Е.С. Лабораторные занятия по лесной фитопатологии. - Минск, 1980. - 240 с.
94. Федотова Т.И. Иммунологические свойства белков как показатель устойчивости растений к заболеваниям. - Автореф. доктор. дис. - Л., ВИЗР. - 1944. - 41 с
95. Федотова Т.И., Громова Б.Б. Изучение иммунологических свойств белков растений / Докл. тез., Кишинев, 1965 - С. 84-87
96. Федоров Б.К. Грибы, вызывающие гниение древесины кавказского бука *Fagus orientalis* / Ботан. журн. - 1964. - Т. 49. - № 2 - С. 247-251
97. Фомицин А.С. О роли симбиоза в эволюции организмов / Зап. АН СССР. - М., 1907. - Т.20. - № 3
98. Хохряков М.К. К вопросу о возникновении некоторых новых болезней растений в СССР / Тез. докл. - Рига, 1963 - С. 21-28
99. Хохрякова Г.М. Значение ареалов для таксономии грибов-возбудителей заболеваний плодовых культур / Новости систематики низших растений. - 1980. - Т. 17 - С. 86-100
100. Хохрякова Г.М. О географическом видообразовании у фитопатогенных аскомицетов на плодовых в СССР / Микология и фитопатология. - 1978. - Т. 12. - Вып. 2. - С. 154-163
101. Хоукеворт Д.Л. Общее количество грибов, их значение в функционировании экосистемы, сохранение и значение для человека / Микология и фитопатология - 1992 - Т. 26 - Вып. 2 - С. 152-166
102. Цигорик А.В., Корниенко В.П. Дереворазрушающие грибы и состояние дубовых насаждений Правобережной Лесостепи Украины / Сборник трудов УСХА. - К., 1988 - С. 111-116
103. Частухин В.Я. Значение комплексных микологических исследований / Проблемы современной ботаники. - М.-Л., 1965. - Т. I. - С. 102-104
104. Чураков Б.П. Изучение видового состава грибов и характер их взаимоотношений с сосной обыкновенной в ленточных борях Западной Сибири: автореф. доктор. дис. - М., 1988 - 40 с.
105. Шаврова Л.А. Патогенная микофлора интродуцированных растений Полярно-альпийского ботанического сада Интродукционные исследования на Кольском полуострове - Апатиты, 1976. - С. 92-104
106. Шварцман С.Р. Споровые растения Средней Азии и Казахстана. - Ташкент, 1965

107. Шевченко С.В. Лесная фитопатология - Львов:Высшая школа, 1978 - 320 с.
108. Ширнина Л.В. Роль сапротрофных грибов в патогенезе коры тополей. 1. Видовой состав грибов на поверхности ветвей. Микология и фитопатология - 1983.- Т 17 - Вып. 4 - С. 301-305
109. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. - М. Наука, 1968 - 452 с.
110. Эйгес Н.С. Роль отборов среди мутантов озимой пшеницы, устойчивых к пыльной головне, для создания иммунных семей. - Химический мутагенез и иммунитет - М.: Наука, 1980.- С. 40-70
111. Ячевский А.А. Основы микологии. - М.-Л., 1933.
112. Abe Y., Kadokura J., Shimazu A. Propanosine, a new antibiotic active *Valsa ceratosperma* the pathogen of apple canker disease. Agr. biol. Chem.- 1983 - Vol 47 - № 11 - P 2703-2705
113. Aist R., Israel H.W. Biochemistry and cytology of plant-parasite interaction / Ed. K. Tamijama et al. Tokyo: Kodansha.- 1976.- P. 26-31
114. Andersen A.A. New sampler for the collection, sizing, and enumeration of viable airborne particles. J. Bacteriol.- 1958 - Vol. 76.- P. 471-484
115. Baschi E., Y Ben-Joseph, Rotem J. Inoculum Potential of *Phytophthora infestans* and the Development of Potato Late Blight epidemics. Phytopathology.- 1982 - Vol 72 - № 8 - P 1043-1047
116. Bertrand N. L'évolution dans la symbiose. Les orchidees et leurs champignons commensaux / Ann. sci. natur. Bot. Ser. 9.- 1909.- Vol.9. - P. 1-196
117. Bisby G.R., Ainsworth G. C. The numbers of fungi / Brit. Myc. Soc. Trans.- 1943.- № 26.- P. 1-2
118. Blumer S. Echte Mehtaupilze (Erysiphaceae). Ein Bestimmungshandb. für die in Europa vorkommenden Arten.- Jena, 1967.- 436 s.
119. Borecki Z. Pathogenicity of *Leucostoma cineta* and *Leucostoma persooni* isolates to peach and other stone fruit trees / Rosz. Nauk roln. Ser. E.- 1983.- T. 10.- Z. S. - S. 91-101
120. Boyce J. S. Introduction of exotic trees / Unasylva.- 1954.- Vol.8.- № 1. - P. 8-14
121. Brown E.A., Hendrix F.F. Pathogenicity and histopathology of *Botryosphaeria dothidea* on apple stems. Phytopathology - 1981.- Vol.71.- № 4.- P. 375-379
122. Butcher J.A. The ecology of fungi infection untreated sapwood of *Pinus radiata* // Can. J. Bot. - 1968 - Vol 46 - № 12 - P 1577-1589
123. Butin H., Kowalski J. Die natürliche Ausbreitung und ihre biologischen Voraussetzungen. Eur. J. Forest Pathol.- 1990.- Vol. 20. - № 1. - S. 44-54

- 124 Channon A G Forecasting Barley mildew development in West Scotland / A 10 Intern. Congress of Plant Protection.- 1983
125. Chapela J.H. Fungi in healthy stems and branches of American beech and aspen: a comparative study / New. Phytol.- 1989.- Vol. 113.- № 1. - P. 65-75
126. Chapela J.H., Boddy L. Fungal colonization of attached beech branches. 1. Early stages of development of fungal communities / New Phytol.- 1988 - Vol 110 - № 1 - P. 39-45
127. Charutatto R. , De Vay J.E. Phytopathology.- 1972.
128. Comes O La profilassi nella patologia vegetale.- Napoli, 1916.- 172 p.
129. Curtis H.J. Biological mechanisms underlying the aging process.- Science. 1963.- Vol. 141 - P. 686-688
130. De Bary A. Untersuchungen über die Brandpilze und die durch sie verursachten Krankheiten der Pilzen mit Rücksicht auf das Getraide und andere Nutzpflanzen.- B. Muller. 1853.- 144 s.
- 131 Decker ILM, Wilson M.E. A Slit sampler for Collecting Air-Borne Microorganisms / Appl Microbiolog.- 1954 - Vol 2.- № 1-6 - P. 267-269
- 132 Erikson J. Über das vegetative Leben der Getreiderostpilze / Sv.Vet.Acad - 1904-1905.- Vol.38 - S.39
133. Fischer G.W., Shaw Ch G. A proposed species concept in the smut fungi, with application to North American species / Phytopathology - 1953.- Vol 43 - P. 181-188
- 134 Flor H.H. Epidemiology of flax rust in the North Central States / Phytopathology.- 1953.- Vol.43.- P. 624-628
135. Flor H.H. Identification of races of flax by lines with single rust-conditioning genes / U.S. Dep. Agr. Tech. Bull. - 1954 - 1087 p.
- 136 Freeman E.M. Experiments on the Brown Rust of Bromes, *Puccinia dispersa* / Ann. Bot. 1902 - Vol 16 - P. 487-494
- 137 Freeman E.M. Symbiosis in the genus *Lohum* // Minnesota Bot. Stud.- 1903.
- 138 Fujita K et al. Studies on apple canker caused by *Valsa ceratosperma*. / Bull. Komori Apple Exper. Stat. Koroshu 1981.- № 19 - P. 57-84
- 139 Gadoury D.M., William A. A 7-day recording volumetric spore trap / Phytopathology.- 1983 - Vol. 73.- №. 11.- P. 1526-1531
- 140 Gaper J. Dynamika uvolňovania spor z plodnice vybraných drevokazných hub // Ceska mycologia.- 1981.- Vol.38.- P. 156-160
- 141 Gaper J. Uvolňovanie basidiospor z plodnice truhnice *Bjerkandera adusta* // Mycol. Listu - 1982 - № 8 - P. 7-9
- 142 Gaper J. Uvolňovanie spor z truhníka *Trametes versicolor* a *Stereum hirsutum* v priebehu ontogenetického vývinu / Mycol. List.- 1983.- Vol 11.- P. 2-5

143. Garber E.D. Proc.Nat.Acad.Sci.U.S.- 1954.- Vol.40.- P. 1112-1118
144. Gav J.L., Hutchinson S.A., Taggart J. Spore discharge in the Basidiomycetes. 1. Periodicity of spore discharge by *Trametes gibbosa* Fr. // Ann. Bot.- 1959.- Vol. 23.- P. 297-306
145. Gotwald T.R. Spore Discharge by the Pecan Scab Pathogen *Cladosporium caryiideum* // Phytopathology.- 1982.- Vol.72.- № 9 - P 1193-1197
146. Gotwald T.R., Bertrand P.F. Patterns of diurnal and Seasonal Airborne spore Concentrations of *Fusicladium effusum* and its Impact on a Pecan Scab Epidemic // Phytopathology - 1982 - Vol 72 - № 3 - P. 330-335
147. Gregory P.H. Spore content of the atmosphere near the ground // Nature.- 1952.- Vol. 170.- P. 475-477
148. Gregory P.H. The construction and use of a portable volumetric spore trap / Britisch. Mycol.- 1954.- № 34.- P. 390-405
149. Gregory P.H., Hirst J.M. Possible role of basidiospores as airborne allergens / Nature - 1952 - Vol 170 - P 414
150. Groot R.C., Prentice J.L. Characteristics of a seasonal population of air-borne *Fomes fomentarius* basidio-spores // Phytopathology - 1968 - Vol 58 - P 1046
151. Grove W.B. British stem-and leaf fungi (Coelomycetes) - Cambridge.- 1935.- 406 p.
152. Grzywacz A. Wazniejsze choroby infekcyjnej: *Fagus sylvatica* L. - Warszawa, 1990.- S. 525-553
153. Hawksworth D.L., Gibson I.A.S., Gams W. *Phialophora parasitica* associated with disease conditions in various trees / Trans. Br. Mycol. Soc.- 1976.- Vol.66.- P. 427-431
154. Hirst J.M. An automatic volumetric spore trap / Ann Biol - 1952.- Vol. 39.- № 2.- P. 257-265
155. Holmeyer M.C., Wallm J. Incidence and distribution of airborne spores of *Aspergillus flavus* in Missouri / Plant. Dis.- 1981.- Vol. 65.- P. 58-60
156. Hopkins J.C. A spore trap of the vaseline slide type // Can. J Bot. - 1959.- Vol. 37.- № 6.- P. 1277-1279
157. Hudson H.J. The ecology of fungi on plant remains above the soil / New Phytol - 1968 - Vol 67 - № 4 - P. 837-874
158. Kamire L.K., Laemmlein F.F. Epidemiology of *Cytospora* cancer caused in Colorado blue spruce by *Valsa kunzei* // Phytopathology.- 1981.- Vol. 71.- P. 941-947
159. Kern H. Physiologische und systematische Untersuchungen in der Gattung *Leucostoma* // Phytopath. L. - 1961.- Vol. 40.- S. 303-314
160. Koganczawa H., Sakuma T. Possible role of breakdown products of phloridzin in symptom development by *Valsa*

ceratosperma / Ann. Phytopathol. Soc. Japan.- 1982.- Vol. 48.- № 4. - P. 521-528

161. Latham A.J. Effect of some weather factors and *Fusicladium effustum* conidium dispersal on Pecan scab occurrence / Phytopathology - 1982.- Vol. 72.- P. 1339-1345
162. Lawrence L.G., Zehr E.I. Environmental Effects on the Development and Dissemination of *Cladosporium carpophyllum* on Peach / Phytopathology - 1982 - Vol 72 - № 7 - P 773-776
163. Leach C.M. Northern leaf blight of maize in New Zealand: release and dispersal of conidia / Phytopathology, - 1977 - Vol 67 - P. 1251-1256
164. Leach C.M. et al. Sporangium discharge by *Perenospora destructor*: influence of humidity, red-infrared-radiation and vibration / Phytopathology - 1982 - Vol. 72. - P. 1052-1056
165. Lotsy J.P. La theorie du croisement. Le croisement non la variabilite est la cause de la formation des especes // Arch. Nederl. des sciens exactes et natur.- 1914.- Ser 11113 - T 2.- P 178-238
166. Lotsy J.P. Fortschritte unsere Anschauungen uber Descendenz Seit Darwin und der Jetzt ige Standpunkt der Frage / Progressus sei botanical. - 1913.- T. 4. - P. 361-388
167. Mc Dougal D, Cannon W. The condition of parasitism in plants: Wash. Carnegie Inst., 1910.- 65 p.
168. Martin J.T., Batt R.F., Burchill R.T. Nature. 1957.- № 180. - P. 796
169. Massee G. On the origin of parasitism in Fungi // Philosoph. Transact. Roy.Soc., Ser B.- 1905.- Vol. 197.- 7 p.
170. May K.R. The Cascade Impactor: An Instrument for Sampling Coarse Aerosols // J. Sci Instr - 1945 - P 187-195
171. Mc Cracken F.J., Toole E.R. Sporophore development and sporulation of *Polyporus hirsutus* // Phytopathology. - 1969.- Vol. 59. - P. 884-885
172. Melin E. Untersuchungen und Bedeutung der Baummycorrhiza.- Jena.- 1925.
173. Meredith D.S. Further observation on fungi inhabiting pine stumps / Ann. Bot. Gr. Brit - 1960.- Vol.24 - № 93. - P 63-78
174. Munoz Lopes M.C., Ruperez Cuellar A. La patologia de la encina (*Quercus ilex* L.) en Espana / Bol. Sanid. Veg. Plagas.- Vol. 13. - № 2. - P. 203-212
175. Nutter F.W. Conidial sampling of *Drechslera poae* from Kentucky Bluegrass to Determine Role of Mowing in spore Dispersal // Plant Dis. - 1982.- Vol. 66. - № 8. - P. 721-723
176. Ogawa J.M., English W.H. The efficiency of a quantitative spore collector using the cyclone method / Phytopathology - 1955 - Vol. 45. - P. 239-240

177. Orlos H. Badania nad wysypami zarodników grzyboży z rodziny Polyporaceae. // Pr. Inst. Bad. Lesn. - 1960 - Vol. 194 - P. 101-112
178. Orr C.J., Gordon M.I., Kordecki C. Thermal Precipitation for Sampling Air-borne Microorganisms. // Appl. Microbiol. - 1956 - № 4. - P. 116-118
179. Pady S.M. A continuous spore sampler. Phytopathology.- 1959. - Vol. 49. - P. 757-760
180. Panzer J.D., Tuhs E.C. A simple 24-hours slide collector // Phytopathology - 1957. - Vol. 47. - № 8. - P. 512-514
181. Peterson R.S. Rust fungi on Cupressaceae / Mycologia. - 1982. - Vol. 74. - № 6. - P. 903-910
182. Peterson R.F., Campbell A.B. Ancupland analyses of the genes for stem rust resistance and head density in Mc Muracy wheat. Rept. Intern. Wheat-Stem-Rust Conf., Winnipeg. 1953 - Vol. 24 - P. 99-100
183. Pirone P.L., Dodge B.O., Rickett H.W. Diseases and Pest of Ornamental Plants - New York, 1960. - 776 p.
184. Purseglove J.W. The spread of tropical crops. The genetics of colonizing species.- 1965.- P. 375-386
185. Renvall P., Niemelä T. The succession of wood-rotting Fungi on Conifers in Northern Boreal ecosystem / 4 Intern. Mycological Congress.- Regensburg. 1990.- P. 150
186. Riley C.G. Studies in forest pathology *Fomes ignarius*. / Canad. J. Bot. - 1952.- Vol. 30.- P. 710-734
187. Rodgers J.D. Autumn and winter sporulation by basidiocarps of *Fomes annosus* / Phytopathology - 1963. - Vol. 53 - P. 1141-1142
188. Romig R.W., Dirks V.A. Evolution of Generalized Curves for Number of Cereal Rust Uredospores on Slides / Phytopathology - 1966. - Vol. 56. - № 12. - P. 1376-1380
189. Royse D.J., Ries S.M. Detection of *Cytospora* species in twig elements of peach and its relation to the incidence of perennial canker / Phytopathology. - 1978. - Vol. 68 - № 4. - P. 663-667
190. Saccardo P.A. Sylloge fungorum; Pavia, 1882-1931.
191. Sakuma T., Tamura O. Apple Valsa canker in Japan: Mechanisms of infection and canker development / Plant Protect.- 1983. - Vol. 37. - № 6. - P. 13-14
192. Salinas R.Q. Enfermedades forestales en Mexico // Ciencia forestal.- 1982.- № 35. - Vol. 7. - P. 21-30
193. Salisbury E. Natural selection and plant invasion // S. Afr. J. Sci.- 1952.- Vol. 49.- P. 115-119
194. Salisbury E. Weeds and aliens. - London, 1961 - 384 p.
195. Shane W.W., Sutton T.E. The *Glomerella cingulata* perfect stage and apple bitter rot. Plant. Dis.- 1981.- Vol. 65.- P. 135-137

- 196 Schmidt R.A., Carey W.A., Hollis C.A. Disease Gradients of Fusiform Rust on Oak Seedlings to a Natural Source of Ascospore Inoculum // *Phytopathology*.- 1982 - Vol 72.- № 11 - P. 1485-1488
197. Schmidt R.A., Wood F.A. Basidiospore release by *Fomes annosus* / *Phytopathology*.- 1965.- Vol.55.- P. 131
- 198 Schulz U., Schmidle A. Zur Epidemiologie der Valsa Krankheit // *Angew.Bot*.- 1983.- Bd. 57.- H. S.- S. 99-107
- 199 Shrum R.D., Wood F.A. Annual and diurnal patterns of basidiospore release by *Fomes rimosus* // *Phytopathology* - 1966 - Vol.56.- P.901
- 200 Sinclair W.A. Effects of temperature and moisture upon daily and seasonal of basidiospore dispersal by *Fomes annosus* // *Phytopathology*.- 1963.- Vol. 53.- P. 352
- 201 Siepmann R., Lang K.J., Schonhar S. Verbreitung des durch *Scleroderris lagerbergii* verursachten Schwarzkiefertriebsterbens in der Bundesrepublik Deutschland / *Europ. J. Forest Pathol* - 1975 - Bd.5 - H. 3.- S. 185-189
- 202 Sreeramulu T. Observations on the periodicity in the air-borne spores of *Ganoderma applanatum* // *Mycologia*.- 1963.- Vol.55.- P. 371-379
- 203 Strong D.K., Levin D.A. Species richness of parasitic fungi of British trees / *Proc. Nat.Acad.Sci. US* - 1975.- Vol 72.- P 2116-2119
204. Sutton T.B. Production and dispersal of ascospores and conidia by *Physalospora* and *Botryosphaeria*
205. in apple orchards / *Phytopathology*.- 1986.- Vol.71.- P 1030-1032
206. Sutton B.C. The Coelomycetes. Fungi imperfecti with Pycnidia, Acervuli and Stromata - Kew, Surrey, 1980 - 695 p.
207. Sutton T.B., Jones A.L. Evaluation of Four Spore traps for monitoring Discharge of Ascospores of *Venturia inguinialis* / *Phytopathology* - 1976 - Vol 66 - № 4 - P 453-456
- 208 Szejnberg A., Omary N., Pinkas Y. Control of *Rosselia necatrix* by deep placement and treatment with methyl bromide / *Bull. OEPP, Paris*.- 1983.- Vol. 13.- № 3.- P. 483-485
- 209 Tate K.G. et al. Performans of a Cyclone spore trap // *Phytopathology*.- 1980.- Vol.70.- № 4.- P. 285-289
- 210 Tarr S.A.J. The principles of plant pathology - London, 1972 - 587 p.
211. Tomovic Z., Karadzic D. Sukcesija mikroorganizma na celuloznom drvetu topola i vrba // *Topola*. - 1988.- Vol 32.- № 153/154.- S. 31-34
212. Tortie M. Wood-inhabiting macromycetes characteristic in Europe for *Abies* or *Picea*, with a comparison of their hosts in North America / 4 Inter. Mycol. Congress. - Regensburg, 1990 - P 59

- 213 Waller J.M Fungal pathogens in the air and plant shoots / Rev Plant Pathol.- 1981 - Vol 60.- № 4.- P. 153-160
- 214 Whiteside O Timing of Single-Spray Treatments for Optimal Control of Greasy Spot on Grapefruit Leaves and fruit / Plant Dis.- 1982.- Vol. 66.- № 8.- P. 687-690
- 215 Wene E G., Schoeneweiss D F. Localized freezing predisposition to Botryospheria canker in differentially rozen woody stems / Canad J. Bot. - 1980 - Vol 58 - ' 13 - P 1455-1458
- 216 Wood F.A , Schmidt R.A A spore trap for studying spore release from basidiocarps // Phytopathology.- 1966.- Vol 56.- ' 1 - P 50-52
217. Woodbury W., Macko V., Stahman M. A collector for fungal spores / Phytopathology.- 1967.- Vol. 57.- P. 455
- 218 Yokota S. Etiological and pathological studies on Scleroderis canker in Hokkaido, Japan / Bull. Forestry Forest Prod. Res. Inst.Ibaraki.- 1983.- ' 321. - P. 89-116
219. Zuck M.G., Mc Hardy W E Recent experience in timing sprays for control af apple scab // Plant Dis.- 1981 - Vol 65 - P 995-998

ДЕНДРОМИКОЛОГИЯ

Растение представляет собой сложную биологическую систему с определенной структурной организацией. В процессе эволюции произошла дифференциация единого раньше стебля на органы и побеги различных порядков, которые неодинаково адаптированы к условиям внешней среды. Чем жестче условия, тем сильнее выражена дифференциация побегов как основной вегетативной массы на растении. На границах ареалов в качестве приспособительного признака у растения изменяется жизненная форма. При этом в кроне увеличивается доля менее адаптированных побегов, а популяция становится более гетерогенной. Грибы играют важнейшую роль в жизни растений. В природе не встречается ни одного вида, экземпляра растения, на которых отсутствовали бы грибы. Разнообразие грибов связано с их приуроченностью к различным органам растений. Грибы симбиотрофные организмы, возникшие в процессе длительной коэволюции с растениями. В силу этого взаимоотношения грибов и растений должны строиться на клеточном уровне. Возможно существование жизненных форм грибов в виде органелл. Внешняя среда влияет на адаптивность побегов и нарушает гомеостаз гриба и растения. После прекращения физиологических функций органов растений или в результате сильных их нарушений появляются грибы, как индикаторы таких нарушений.

Развитие грибов на растениях протекает по тем же законам, что и развитие всего живого на земле. Основной закон жизни — закон конкурентного исключения — обеспечивает разнообразие грибов в природе и их убежищ. Растения представляют собой целый комплекс таких убежищ, которые мы называем экологическими нишами. Концепция многомерной экологической ниши находит свое подтверждение на примере древесных растений. Эконишами являются не только органы растения, но и их возраст, состояние, условия произрастания и другое. Все выделяемые экониши подтверждаются соответствующими грибами-индикаторами. В каждой экологической нише на протяжении некоторого времени происходят сукцессионные изменения. Одни грибы заменяются другими, которые подготавливают почву для развития остальных групп грибов. Порядок сукцессионных изменений в экологической нише единый для всех растений. В зависимости от внешних условий возможно развитие нескольких вариантов сукцессионных рядов грибов. Явление географического викаризма, или замещения грибов в эконишах при интродукции близкородственными видами, присуще всем растениям. Викариными

могут быть как виды грибов, так и стадии их развития. Знание этого закона позволяет прогнозировать наложение новых видов грибов, устанавливать связь анаморфы с теломорфой, решать разные практические задачи. Жизнь грибов на растениях в основном регламентируется перечисленными тремя общебиологическими законами, без знания которых невозможно понять порядок в мире грибов. Ранее эти законы никогда не применялись в исследованиях грибов.

Микобиота растений одного вида, рода тождественна. Незначительные различия видового состава грибов могут возникать на экземплярах разного возраста, состояния, зависеть от влияния на них внешних факторов. В пределах семейств растений насчитывается до 50 % сходных видов. Норма грибов на растении или их эталон устанавливается в зоне оптимума ареала. Он фиксируется по занимаемым позициям и количественным параметрам развития грибов. Образование стерильной формы гриба свидетельствует о том, что растение находится на границе естественной адаптации вида. Установить границы адаптивных зон можно по стадиям развития грибов. На границах чаще наблюдается аномальное спороношение или доминирование теломорфы над анаморфой. Развитие плодовых тел грибов происходит только при положительных температурах. Вследствие этого на юге некротрофные грибы на побегах могут развиваться почти круглогодично. Активность многих видов грибов возрастает в периоды смены фазов растении по сезонам. Стресс-фактором, стимулирующим развитие грибов, является переход от темноты к свету и наоборот. Распространение спор многих специализированных патогенных и симбиотрофных видов грибов осуществляется в пределах кроны растения, разлет спор не превышает двух-трех высот растений.

Микобиота у аборигенных растений в пять-десять раз богаче, чем у интродуцентов. На местных растениях больше специализированных видов грибов, которые занимают узкие экологические ниши. Каждый вид растения имеет только свои грибы, характерные для данного таксона. У интродуцентов же, как правило, по всей кроне дерева доминируют грибы пяти-семи родов. Круг питающих растений таких грибов лежит в пределах целых семейств растений. У менее адаптивных видов целое растение представляет собой одну экологическую нишу для одного вида гриба. Такие растения уязвимы и быстро погибают. Экологическими нишами для грибов могут быть типы жизненных форм растений, типы насаждений, возраст растений и другое. По видовому составу грибов и характеру их развития можно составить объективную оценку жизнеспособности растения или целого насаждения. Развитие грибов в искусственных насаждениях целиком зависит от деятельности человека. Интродуцент или искусственно полученный селекционный гибрид на протяжении всей жизни нуждается в тщательном уходе. Климатические аномалии в природе фактически уничтожают интродуцентов в зоне

дискомфорта ареала или вызывают вспышки эпифитотий в зонах интродукции и адаптации. В зоне оптимума ареала они не вызывают отрицательных последствий. Распространение спор грибов и болезней на равнинах происходит медленнее, чем в горных районах. В горах болезнь интенсивнее развивается ниже очага инфекции.

Болезнь растения это нарушение гомеостаза между организмом и симбиотрофным грибом на клеточном уровне. Оно возникает в результате нарушения физиологических функций растения под воздействием абиотических, антропогенных факторов, естественных процессов старения организма, а также инфекционного фона, изменяющих баланс организменных структур в пользу гриба. На сегодняшний день существует 17 различных теорий иммунитета растений к грибным болезням. Основной ошибкой многих исследователей, на наш взгляд, является непризнание грибов на растениях симбиотрофными организмами и неприменение основных законов развития в их изучении. Поэтому иммунитет стал как бы хозяйственной оценкой растения, а не биологической. Предлагается новая, биологическая теория иммунитета, объясняющая причину устойчивости растений с точки зрения основных биологических закономерностей, рассмотренных выше. Все растения в той или иной степени болеют. В природе нет безрибных растений. "Устойчивые" виды являются природными или искусственными мутантами, потерявшими специализированные виды грибов и, соответственно, природную защиту отдельных органов и в целом всего организма. Такие растения недолговечны, они сильно повреждаются климатическими факторами, поражаются сапротрофами. Причиной потери устойчивости у растений является адаптационный процесс, в результате которого растение "возвращает" свои специализированные грибы. Процесс этот происходит в обратном порядке с усилением активности гриба, развитием его в несвойственной экологической нише и в результате потери тех качеств, ради которых и осуществлялся весь селекционный процесс.

Составление микологических или грибных карт является заключительным этапом изучения микобиоты любого вида растения. Полнота информации будет зависеть от количества выделенных экологических ниш на растении. Хорошее знание морфологии и биологии растения и гриба позволяет фиксировать большое количество экологических ниш. Но, как показала практика, для решения важнейших практических и теоретических задач на растении достаточно выделить около 100 экологических ниш. Создание микологических моделей включает два этапа: составление карты по фактически обнаруженным видам грибов и составление теоретической карты исходя из законов распределения грибов в кронах растений. Микологические модели являются матрицей растения на весь период его жизни в данном географическом районе. Знание законов развития грибов позволяет по

каждому выявленному виду гриба или его стадии объективно составить биологическую оценку отдельного экземпляра, вида, популяции растения. Составлена методика прогнозирования появления новых видов грибов на растениях по доминантным грибам в кроне растений. Предложен новый принцип подсчета грибов на растениях.

Изучение видового состава грибов начинается со сбора их на растениях. В силу объективных причин исследователь может осмотреть лишь незначительную часть кроны. Однако, зная законы распространения грибов в кроне растений, можно уже составить грибную карту. Необходимо твердо знать, что на каждом растении всегда есть грибы, поэтому осмотр надо делать очень тщательно. Некротрофные грибы формируются на побегах спустя длительное время, до года после их отмирания. Возрастным барьером этой группы грибов являются побеги не старше 20 лет. Специализированные трутовые грибы на молодых растениях не встречаются. На побегах, погибших в период покоя, плодовые тела грибов вызревают лучше, чем на отмерших летом. Споры многих грибов на растениях покрыты маслянистой пленкой и легко улавливаются на чистые стеклянные пластинки. При изучении споруляции трутовых грибов, вызывающих корневые и стволовые гнили, споролушники необходимо маскировать от птиц и туристов, которые по неизвестным причинам всегда их разрушают. С этими и другими проблемами автор сталкивался неоднократно, поэтому охотно делится опытом со своими коллегами.

Dendromycology

A plant is rather complicated biological system with quite definite structural organisation. In the process of evolution, formerly indivisible stem has differentiated into organs and shoots of different orders which are adapted to environment conditions quite differently. The rigiden conditions, the stronger is expressed shoot differentiation as main vegetative mass on a plant. On the area boundaries, the life form changes as an adaptive sign in a plant. Moreover, in plant crown portion of less adapted shoots increases and population becomes more heterogeneous. Fungi play very important role in plant life. No one plant species or specimen occurs in nature where fungi would be absent. Variety of fungi is connected with their close relation to different plant organs. Fungi are symbiotrophic organisms having come to existence in the course of long co-evolution with plants. Owing to this, mutual relations of fungi and plants must be built on cellular level. Existence of life forms of fungi is possible as organelles. Environment influences on shoot adaptability and disturbs homeostasis of fungus and plant. After stopping of physiological functions of plant organs or following their serious disturbances, there appear fungi as indicators of such disturbances.

Development of fungi on plants proceeds according the same laws as development of every living thing on the Earth. The basic law of life is the law of competition elimination ensuring variety of fungi in nature and their refuges. Plants represent a whole complex of such refuges we call ecological niches. The idea of the multidimensional ecological niche is confirmed by the example of woody plants. Not only plant organs but also their age, state, growth conditions etc. are ecomiches. All selected ecomiches are confirmed by appropriate fungi-indicators. In each ecological niche, succession changes take place for some time. Some fungi are substituted by others which pave the way for development of the rest of fungi groups. The order of succession changes in the ecological niche is common for all plants. Depending on environment conditions, development of several variants of fungi succession rows is possible. The phenomenon of geographical vicarism or substitution of fungi in ecomiches at introduction with closely related species is inherent in all plants. Both fungi species and their development stages can be vicarious. Knowing this law makes it possible to forecast discovery of new fungi species, to establish connection of anamorph with teleomorph, to settle various practical tasks. Life of fungi on plants is regulated, in the main, by three enumerated general biological laws, without knowledge of which one can not comprehend the order in the world of fungi. Formerly, these laws have been never used in investigations of fungi.

Mycoflora of plants belonging to one species and genus is identical. Insignificant species composition differences of fungi can depend upon

different age, condition of the plant, upon effects of environment factors on them. In range of a plant family, similar species number to 50%. Rate of the fungi on a plant or their standard is established in the zone of an area optimum. In is fixed according to econiches and quantitative parameters of fungi development. Formation of a fungus sterile form is evidence of the fact that the plant is on the boundary of natural adaptation of the species. One can determine limits of the adaptive zones by development stages of the fungi. On the boundaries anomalous spore-bearing or predominance of teleomorph over anamorph is observable more often. Development of fungus fruit bodies occurs at positive temperatures only. Development of many species of fungi livens up in the periods of change of plant phenophases by seasons. Transition from darkness to light and vice versa is a stress factor stimulating development of fungi. Spreading of spores of many specialised pathogens and symbiotrophic fungi species occurs within plant crown, spore scattering does not exceed two or three heights of plants.

Mycobiota of aboriginal plants is five to ten times richer than in introduced ones. On native plants there are more specialised fungi species which occupy narrow ecological niches. Each plant species has only its own fungi characteristic for given taxon. And in introduced plants, as a rule, fungi of five or seven genera dominate in entire tree crown. The circle of food plants of such fungi is within entire plant families. In less adapted species, a whole plant is one ecological niche for one fungus species. Such plants are vulnerable and perish soon. Types of plant life forms, planting types, plant age etc. can be ecological niches for the fungi. According to species composition of the fungi and nature of their development one can make up an objective viability estimation of a plant or a whole plantation. Development of fungi in man-made plantations depends entirely upon human activities. An introduced plant species or a breeding hybrid produced artificially needs thorough nursing during all life. Climatic anomalies in nature practically destroy the introduced plants in the area discomfort zone or else cause outbreaks of epiphytoses in zone of introduction and adaptation. In the area optimum zone, they do not result in bad consequences. Spreading of fungi spores and diseases on plants occur slower than in mountain areas. In mountains a disease develops more intensively below focus of infection.

A plant disease is a disturbance of homeostasis between organisms and a symbiotrophic fungus on cellular level. It rises as a result of disturbing plant's physiological functions as influenced by abiotic, anthropogenic factors, natural processes of organism ageing, as well under influence of the infection background which change the balance of organism structures in favour of the fungus. At present, there exist 17 different theories of plants' immunity to fungus diseases. To our mind, non-recognition of fungi on plants as symbiotrophic organisms and non-use of basic laws of development in their study is the main mistake of many investigators. So immunity became as if an economical and not biological evaluation of a plant. A new, biological theory of immunity is proposed which explains the cause of plant resistance from a

viewpoint of basic, above-mentioned biological laws. All plants are affected, to one or another extent, by diseases. There are no fungus-free plants in nature at all. "Resistant" species are natural or artificial mutants having lost specialised species of fungi and, respectively, natural protection of certain organs and entire organism as a whole. The "resistant" plants are short-lived, they are injured severely by climatic factors, affected by saprotrophics-polyphages. Adaptation process, in result of which the plant "returns" its specialised fungi, is the cause of resistance loss in plants. This process proceeds in opposite order with increased activity of the fungus, its development in an unusual ecological niche and, as a result of this, the qualities for which entire breeding process was carried out are lost.

Drawing up of mycological or fungal maps is the final stage of studying mycobiota of any plant species. The complete information will depend on number of ecological niches singled out on a plant. Good knowledge of morphology and biology of plant and fungus allow to fix a large number of ecological niches. However, as practice has shown, to decide important practical and theoretical problems, selection of about 100 fundamental ecological niches would be sufficient. Creation of mycological models includes two stages: drawing-up of a map on fungi species revealed actually and drawing-up of a theoretical map proceeding from the laws of fungi distribution in crowns of plants. The mycological models are a matrix of a plant for its whole life period in given geographic area. Knowledge of development laws of the fungi makes it possible to make up objectively a biological estimation of a specimen, species and population of a plant by each revealed fungus species or its development stage. Methods of forecasting new fungus species on plants by dominant fungi in plant crown was developed. A new principle of counting up the fungi on plants was proposed.

Study of species composition of fungi starts with collecting them on plants. Owing to some objective reasons, an investigator can examine only a small part of crown. However, knowing the laws of fungi distribution in plants' crowns one can already draw up the fungus map. It is necessary to know well that there always are fungi on each plant, so the examination always should be carried out thoroughly. Necrotrophic fungi are formed on shoots for a long time, to one year after their dying-off. The shoots whose age does not exceed 20 years are an age barrier for this group of fungi. Specialised bracket-fungi do not occur on young plants. On the shoots which died during dormancy period fruit bodies of fungi nature better than on shoots died off in summer. Spores of many fungi on plants are covered with oily pellicle and are caught easily on clean glass plates. When studying sporulation of polypores causing root and stem rots, the spore traps must be masked from birds and tourist who always destroy them for incomprehensible reasons. The author came across these and other problems more than once, so communicates readily his experience to colleagues.

Предисловие.....	4
Preface.....	6
1. Предмет исследования	8
1.1 Растения и их жизненные формы	8
1.2 Генетическая разнородность популяций растений	11
1.3 Морфологическая структура древесных растений	13
1.4 Типы побегов	20
1.5 Типы листьев.....	21
1.6 Адаптивность побегов	22
2. Грибы в жизни растений.....	25
2.1 Роль и место грибов в биогеоценозе	25
2.2 Видовое разнообразие грибов	27
2.3 Интродукция растений и распространение грибов	30
2.4 Внешняя среда, растения и грибы	30
3. Стереотипы мышления и консерватизм исследователей.....	36
3.1 Почему грибы паразиты растений?	36
3.2 Основные ошибки при изучении грибов на растениях.....	37
4. Закон экологических ниш	41
4.1 Экологические ниши грибов на древесных растениях	41
4.2 Пространственные и временные экониши	42
4.3 Важнейшие экологические ниши грибов на древесных растениях.....	43
4.3.1 Органы растений.....	43
4.3.2 Типы жизненных форм	43
4.3.3 Классы возраста	43
4.3.4 Географическое происхождение растений.....	44
4.3.5 Категория состояния (баллы)	44
4.3.6 Условия произрастания растений, экотопы	44
4.4 Нормальный порядок расположения грибов в эконишах	49
4.5 Жизненные формы растений как экониши грибов	51
4.6 Аномальные экологические ниши	53
5. Закон сукцессионных изменений	58
5.1 Сукцессии грибов на побегах	58
5.2 Сукцессии грибов на пожарищах	67
5.3 Продолжительность сукцессий	70
5.4 Нормальные и аномальные сукцессионные ряды.....	73
6. Закон географического викаризма	78
6.1 Викаризм по зонам ареала растений	78
6.2 Викаризм в кроне растения	87
6.3 Викаризм в экологических нишах	89
7. Биология грибов.....	96
7.1 Специализация грибов по видам растений.....	96
7.2 Специализированные грибы Первой группы.....	98
7.3 Специализированные грибы Второй группы	98
8. Формирование плодовых тел грибов	103
8.1 Типы плодовых тел грибов	103
8.2 Анаморфа и телеоморфа	103
8.3 Формирование плодовых тел грибов в кроне	110
8.4 Интенсивность развития грибов	116

9. Сезонное и суточное развитие грибов.....	119
9.1 Сезонное развитие грибов.....	119
9.2 Динамика споруляции трутовых грибов.....	120
9.3 Суточная динамика споруляции.....	127
10. Возраст растений и грибы.....	131
10.1 Микобиота молодых растений.....	131
10.2 Микобиота средневозрастных растений.....	137
10.3 Микобиота взрослых растений.....	138
10.4 Микобиота старых растений.....	139
11. Микобиота аборигенных и интродуцированных растений.....	143
11.1 Микобиота аборигенных растений.....	143
11.2 Микобиота интродуцированных растений.....	145
11.3 Микобиота различных типов насаждений.....	147
11.4 Микобиота здоровых и ослабленных растений.....	157
12. Экология грибов.....	161
12.1 Влияние человека на развитие грибов.....	161
12.2 Климат и развитие грибов.....	163
12.3 Распространение спор грибов в кроне растения.....	171
12.4 Распространение грибов на равнине и в горах.....	179
13. Болезнь как нарушение экологического равновесия.....	183
13.1 Типы болезней у древесных растений.....	183
13.2 Болезни цветков и плодов.....	184
13.3 Болезни листьев.....	186
13.4 Болезни побегов.....	191
12.5 Болезни стволов.....	195
13.6 Болезни корней.....	198
14. Теории иммунитета растений.....	204
14.1 Иммунитет как проблема в биологии.....	204
14.2 Основные теории иммунитета растений.....	205
14.3 Основные законы иммунитета.....	209
14.4 Основные ошибки при изучении иммунитета.....	211
14.5 Мутагенез и устойчивость растений.....	212
14.6 Природа иммунитета растений.....	215
15. Грибная азбука растений.....	220
15.1 Что такое "адаптационные ряды грибов"?.....	220
15.2 Выделение подуровней в адаптационных рядах.....	223
15.3 Адаптационный ряд биотрофных грибов на побегах.....	225
15.4 Адаптационные ряды биотрофных грибов на плодах и цветках.....	229
15.5 Адаптационный ряд биотрофных грибов на листьях.....	233
15.6 Адаптационный ряд ксилотрофных грибов на побегах.....	235
15.7 Адаптационный ряд ксилотрофных грибов на стволах.....	239
15.6 Адаптационный ряд ксилотрофных грибов на корнях.....	246
16. Микологические карты растений.....	252
16.1 Теоретическое обоснование грибной карты растения.....	252
16.2 Структура грибной карты.....	253
16.3 Составление грибной карты.....	261
16.4 Грибные карты фактические и теоретические.....	274
16.5 Кодирование микологической информации.....	274
16.6 Контроль за поступающей информацией.....	277
16.7 Расчет необходимого количества грибных карточек.....	277
16.8 Идеализированная грибная модель древесного растения.....	278

17. Оценка состояния растений по грибам	284
17.2 Какие виды грибов можно найти на древесных растениях?	285
17.3 Как отличить патогенный гриб от сапротрофного?	286
17.4 Как определить вид гриба в экологической нише на ранней стадии его развития?	288
17.5 Как определить исторический ареал вида растения?	288
17.6 Как с помощью грибов определить зоны ареала растений?	288
17.7 Как определить степень адаптивности растения?	289
17.8 Как определить продолжительность жизни древесных растений? ...	300
17.9 Как установить степень родства растений с помощью грибов?	300
17.10 Как определить срок гибели растения?	301
17.11 Как с помощью грибов установить причину гибели растения?	302
17.12 Как прогнозировать время появления и продолжительность действия инфекционного фона?	303
17.13 Как оценивать состояние растения по грибам?	304
17.14 Как оценивать состояние популяции растений по грибам?	304
17.15 Как прогнозировать развитие грибов при создании различных типов насаждений?	305
17.16 Как определить степень повреждения растения во время пожаров?	306
17.17 Каким должен быть фитосанитарный режим охраняемых природных территорий?	308
17.18 Что такое карантинные грибы и как осуществлять их прогноз?	309
17.19 Где можно выявить новые виды грибов?	311
18. Методы изучения грибов на древесных растениях	312
18.1 Как проводить отбор образцов?	312
18.2 Спороловушки для микромицетов и трутовиков	314
18.3 Провокационные способы получения плодовых тел грибов	319
18.4 Способы изучения сукцессий грибов	320
18.5 Изучение трутовиков и возникающие проблемы	321
18.6 Поиск вероятных источников инфекции в насаждениях и изучение патогенных свойств грибов	323
Список литературы	325
Реферат	338
Summary	342
Dendromycology	342